

SÉRIE H, N° 1508

N° D'ORDRE :

2374

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André BADONNEL

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ANATOMIE DES PSOQUES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 14 Nov^{bre} 1934 devant la Commission d'examen.

MM. ET. RABAUD . . .	Président.
F. PICARD . . .	} Assesseurs.
J. MILLOT . . .	

PARIS

Éditions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1934



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE H, N° 1508

N° D'ORDRE :

2374

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André BADONNEL

1^{re} **THÈSE.** — RECHERCHES SUR L'ANATOMIE DES PSOQUES.

2^e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1934 devant la Commission d'examen.

MM. ET. RABAUD . . . *Président.*

F. PICARD . . . } *Assesseurs.*

J. MILLOT . . . }

PARIS

Éditions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, Professeur, Physique du globe.

Professeurs honoraires	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	GOUSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	Émile PICARD.	PÉCHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET.....	† Électrotechnique générale.	G. BRUHAT.....	Physique.
G. BERTRAND.....	† Chimie biologique.	E. DARMOIS.....	Physique.
Mme P. CURIE ...	† Physique générale.	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
M. CAULLERY.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).	A. DUFOUR.....	† Physique (P. C. N.).
G. URBAIN.....	† Chimie générale.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
Emile BOREL.....	† Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND.	† Botanique (P. C. N.).
L. MARCHIS.....	† Aviation.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
Jean PERRIN.....	† Chimie physique.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
H. ABRAHAM.....	† Physique.	ROBERT-LÉVY....	Zoologie.
E. CARTAN.....	† Géométrie supérieure.	H. MOUTON.....	Chimie physique.
M. MOLLIARD.....	† Physiologie végétale.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE.....	† Physiologie générale.	Henri VILLAT....	† Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT.....	† Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB	† Géologie.
A. COTTON.....	† Physique	P. PASCAL.....	† Chimie minérale.
J. DRACH.....	† Analyse supérieure.	M. FRÉCHET.....	† Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY....	† Physique.	E. ESCLANGON....	† Astronomie.
Charles PÉREZ. ..	† Zoologie	Mme RAMART-LUCAS	Chimie organique.
Léon BERTRAND ..	† Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BEGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
É. BLAISE.....	† Chimie organique.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
R. LESPIEAU.....	† Théories chimiques.	PAUTEENIER.....	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER.....	† Physiologie comparée.	De BROGLIE.....	† Théories physiques.
E. RABAUD.....	† Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD..	† Botanique.	P. JOB.....	Chimie générale.
V. AUGER.....	† Chimie appliquée.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	PRENANT.....	Zoologie.
Paul MONTEL....	† Mécanique rationnelle.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT ..	† Anatomie et histologie comparées.	BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM ..	† Botanique.	COMBES.....	Sciences natur. (P. C. N.).
O. DUBOSCQ.....	† Biologie maritime.	GARNIER.....	Calcul différentiel.
G. JULIA.....	† Application de l'analyse à la géométrie.	PÈRES.....	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN.....	† Minéralogie.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY.	Pétrographie.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
H. BENARD.....	† Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.....	† Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.....	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
Eugène BLOCH....	† Physique théorique et physique celeste.	CHAZY.....	Mécanique rationnelle.
		GAULT.....	Chimie (P. C. N.).
		CROZE	Physique.
		DUPONT.....	Chimie (P. C. N.).
		LANQUINE.....	Géologie.

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



RECHERCHES
sur
l'ANATOMIE des PSOQUES

(Avec 80 figures dans le texte).

AVANT-PROPOS

Ce travail a été entrepris sur les conseils de M. le Professeur Ed. HESSE, de la Faculté des Sciences de Dijon. C'est avec une douloureuse émotion que je rends aujourd'hui hommage à la mémoire de celui qui fut mon premier maître en Zoologie, et qui sut m'inspirer, en même temps que le goût des recherches, le souci des observations scrupuleuses et des descriptions précises. Je ne saurais oublier, en outre, que je dois à sa bienveillante sollicitude d'avoir pu continuer à Paris, dans les meilleures conditions, les recherches que j'avais commencées à Dijon sous sa direction ; il intervint en effet personnellement pour m'assurer l'accès du Laboratoire de Biologie expérimentale de la Sorbonne, où j'ai pu mener à bien la plus grande partie de mon travail.

M. le Professeur Et. RABAUD m'a réservé, dans son laboratoire, un accueil dont je lui suis vivement reconnaissant. Encore que mes recherches aient été d'ordre purement morphologique, il voulut bien s'y intéresser ; grâce à lui, aucune difficulté matérielle ne m'a arrêté ; en mettant à ma disposition son microscope personnel, il facilita dans une mesure considérable des observations qui, autrement, eussent été souvent pénibles. Nos nombreux entretiens, joints à d'amicales discussions avec d'excellents camarades de laboratoire, m'ont permis de compléter mon initiation biologique.

En acceptant d'insérer ce mémoire dans les Suppléments au Bulletin biologique de France et de Belgique, la Direction du Bulletin m'épargna les soucis de la publication ; je suis heureux de lui exprimer ici ma gratitude.

J'ai aussi l'agréable devoir de présenter mes remerciements à tous ceux qui contribuèrent à faciliter ma tâche :

A M. P. PARIS, de la Faculté de Dijon, qui m'initia aux dissections délicates, et m'aida de ses conseils au début de mes recherches.

A M. J. R. DENIS, du laboratoire Arago, à Banyuls, dont je mis trop souvent à contribution l'inépuisable complaisance et la vaste érudition entomologique ; ses conseils n'ont cessé d'être pour moi un guide et un stimulant précieux.

A M. BERLAND, Directeur adjoint au Laboratoire d'Entomologie du Muséum, qui me procura, avec son amabilité coutumière, la plus grande partie de ma bibliographie.

Je prie M. le Professeur DUBOSCQ, qui voulut bien me présenter à M. Et. RABAUD, et MM. les Professeurs BOUVIER et JEANNEL, qui m'accordèrent au Laboratoire d'Entomologie du Muséum une aimable hospitalité, d'agréer l'expression de mes sentiments reconnaissants.

INTRODUCTION

Il semble qu'une nouvelle contribution à l'étude de l'anatomie des Insectes ne puisse guère présenter d'intérêt, étant donné le nombre considérable de travaux qui ont été publiés sur le même sujet. Il n'est donc pas inutile de justifier cette monographie.

*
* *

Le présent mémoire est consacré plus particulièrement à l'étude de l'anatomie d'un Psoque, *Stenopsocus stigmaticus* Imhoff et Labram. Le choix de cette espèce a été fait sans idée préconçue : la netteté des caractères distinctifs, l'abondance de nymphes et d'adultes des deux sexes à la même époque, la facilité relative avec laquelle on peut les débiter en coupes sériées, la taille raisonnable des individus sont autant de motifs qui l'ont déterminé. Mais, mes observations ont porté également sur un certain nombre d'autres espèces appartenant à des familles variées : *Amphigerontia contaminata* ⁽¹⁾ St., *Laensia variegata* Latr., pour les Psocidæ ; *Cæcilius flavidus* St., *Trichopsocus dalii* Mc Lach., *Ectopsocus Briggsi* Mc Lach. pour les Cæciliidæ ⁽²⁾ ; *Elipsocus hyalinus* St. pour les Mesopsocidæ ; *Nymphopsocus destructor* Enderl. pour les Psyllipsocidæ.

*
* *

La position systématique du genre *Stenopsocus* n'est pas fixée ; KOLBE (1880) en faisait le type de la tribu des Stenopsocini, caractérisée par les nervules transversales reliant : d'une part, le bord

(1) Voir PEARMAN 1932, p. 204.

(2) J'ai conservé la classification d'ENDERLEIN, encore que le nom de *Cæciliidæ* soit préoccupé par une famille de Batraciens (COCKERELL, 1929), car les noms qu'on a proposés pour le remplacer : *Peripsocidæ* (COCKERELL) ou *Lachesillidæ* (KARNY, 1930) ne me paraissent pas pouvoir s'appliquer au genre *Cæcilius* ni à ses voisins immédiats.

postérieur du pterostigma à la radiale ; d'autre part, le sommet de l'areola postica à la médiane (fig. 1). ENDERLEIN l'introduisit ensuite dans la famille des Psocidæ (sous-famille des Stenopsocinæ), attribuant à la liaison entre l'areola postica et la médiane une importance primordiale. Récemment, KARNY (1930) en fait le type d'une famille des Stenopsocidæ, tandis que CHAPMAN (1930) place le genre *Graphopsocus*, qui ne diffère du précédent que par quelques détails (insignifiants en l'occurrence) dans la famille des Cæciliidæ, à cause de la ressemblance des genitalia mâles et femelles avec celles

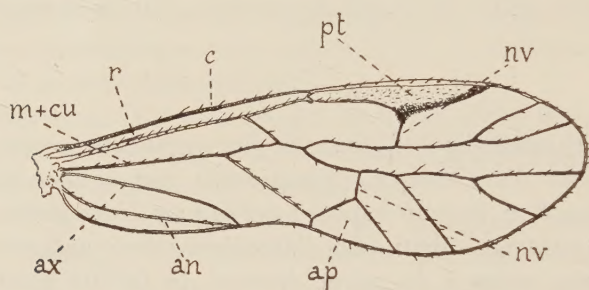


Fig. 1. — Aile antérieure droite de *Stenopsocus stigmaticus* ♀. — *c* : costale ; *r* : radiale (subcostale *sc* fusionnée avec sa racine) ; *m + cu* : tronc commun à la médiane et à la cubitale antérieure ; *ax* : axillaire (cubitale postérieure) ; *an* : anale ; *nv* : nervules transversales entre pterostigma (*pt*) et radiale d'une part, médiane et areola postica (*a. p.*) d'autre part.

du genre *Cæcilius* Curt. En fait, CHAPMAN paraît bien avoir raison, car cette similitude se retrouve dans un grand nombre d'autres caractères : anatomie interne, où elle est poussée très loin, pilosité des ailes, pontes, formes nymphales, genre de vie ; l'unique hiatus entre les deux genres est l'absence de nervules transversales dans l'aile antérieure de *Cæcilius* ; mais il perd en grande partie sa signification du fait que certains exemplaires, appartenant à des espèces variées du dernier genre, présentent fréquemment des aberrations dans la nervation, et, en particulier, une nervule entre le sommet de l'areola postica et la médiane. En résumé, il est possible que le genre *Stenopsocus* soit plus proche du genre *Cæcilius* Curt. que celui-ci ne l'est d'autres genres de la même famille, comme par exemple *Trichopsocus*.

But et plan du travail.

L'anatomie des Psoques a déjà tenté plusieurs auteurs. Toutefois, si des questions ont été posées, elles n'ont pas reçu de réponses pleinement satisfaisantes. La plupart des entomologistes actuels admettent que le ciseau maxillaire des Psoques représente la lacinia des maxilles typiques, mais quelques-uns ne le font qu'avec réserve ; l'hypopharynx, si spécial, a soulevé des controverses qui ne sont pas réglées ; on ne sait rien des rapports entre les régions labiale et collaire, ce qui est d'ailleurs le cas pour la plupart des Insectes. Si le mémoire de RIBAGA sur *Trichopsocus* a fait connaître les grandes lignes de la musculature et le plus gros du système nerveux, on se rend compte, à l'analyse du travail de cet auteur, que beaucoup de ses renseignements sont d'une imprécision qui les rend inutilisables, tandis que d'autres sont manifestement inexacts. L'étude de l'anatomie de *Liposcelis divinatorius* Müll. (le vulgaire pou de livres), qu'a publiée NOLAN en 1924, est moins détaillée encore (1).

Si l'on aborde un ordre d'idées plus général, on doit constater que notre connaissance de l'anatomie des Insectes est encore bien imparfaite. Les remarquables essais de synthèse tentés récemment par SNODGRASS démontrent bien l'insuffisance des données actuelles, l'auteur se trouvant fréquemment dans l'impossibilité de conclure définitivement, par suite de la pénurie de documents ; c'est également cette difficulté qui a gêné DENIS dans ses « considérations sur la morphologie de la tête des Insectes ». Au vrai, nous sommes encore dans la période où il faut accumuler des matériaux, et la meilleure méthode paraît être celle des monographies. Mais pour que ces matériaux soient utilisables, il est indispensable qu'ils embrassent le plus grand nombre possible de caractères ; en particulier, l'étude minutieuse de la musculature et de son innervation est fondamentale. Le fait que la métamérie du système nerveux et celle des appendices sont les plus précoces chez l'embryon (ce sont

(1) Au cours de l'impression de ce travail, j'ai trouvé dans le *Zoological Record* de 1933, qui venait de paraître, la référence suivante : PRAYDIN T., Beiträge zur Kenntniss des Baues des Kopfes der Insekten. Zum Bau des Kopfes der Copeognathen (En russe, avec résumé allemand). *Zool. J.* Moscou 11, 1932, pp. 159-172, 14 fig. A mon grand regret, il m'a été impossible de me procurer cette note.

pratiquement les seules reconnaissables, puisque les sacs corlo-miques, lorsqu'ils existent, disparaissent très tôt) devrait inciter les anatomistes à attacher à l'innervation une importance capitale ; or, tandis que l'étude des appendices est généralement poussée jusqu'aux plus extrêmes détails, ce qui s'explique par la facilité relative de l'observation de ces organes et par leur rôle en taxonomie, on trouve fort peu d'analyses approfondies du système nerveux, surtout lorsqu'il ne s'agit plus de la tête ; actuellement, on en est encore, dans les traités classiques les plus récents, aux schémas des auteurs du siècle dernier. Et, alors que les sclérites sont décrits avec un luxe de détails et une abondance de noms souvent fastidieux, quelques lignes seulement sont consacrées à l'innervation, comme si tout avait été dit à ce sujet. On trouve bien des travaux isolés soit sur un système musculaire, soit sur un système nerveux, comme si l'un pouvait être séparé de l'autre ; mais lorsqu'on veut utiliser de tels documents pour l'anatomie comparée, leur insuffisance apparaît manifeste.

Le principe qui a dirigé ce travail est donc le suivant : les complexes neuro-musculaires sont indivisibles ; la signification morphologique d'un muscle n'est connue avec certitude que si l'on a trouvé son innervation ; réciproquement, décrire un nerf ne présente aucun intérêt si l'on ne peut indiquer avec précision quel muscle (ou quel point du tégument) il dessert.

*
* *

Mais il n'est pas suffisant de décrire : il faut interpréter. Les interprétations morphologiques proposées sont basées sur les données embryologiques et anatomiques classiques, complétées par les résultats des recherches récentes de DENIS sur la tête des Collemboles. Peut-être trouvera-t-on qu'elles manquent d'envergure et de hardiesse. C'est que j'ai voulu éviter tout ce qui pouvait être considéré comme vues de l'esprit ; j'ai fait tout mon possible pour rester strictement objectif, et échapper au mirage des hypothèses séduisantes. Encore que la notion de segment soit à la base de mes interprétations, je ne crois pas qu'on puisse la considérer comme un postulat gratuit ; je l'ai utilisée telle que l'embryologie et l'anatomie comparée permettent de la concevoir ; même lorsque j'ai admis que des muscles, appartenant entièrement à un

segment par leurs insertions, sont innervés par des fibres fournies par le ganglion de ce segment, je ne crois pas avoir dépassé les limites permises par les faits embryologiques.

J'ai donc cherché à préciser, dans la tête, l'étendue des domaines proto, deuto et trito-cérébraux, et des segments gnathaux : mandibulaire, maxillaire et labial ; j'ai poussé les détails des observations aussi loin que possible dans la région buccale, afin de déterminer si certains éléments ne pouvaient être attribués au segment superlingual que DENIS a décrit chez les Collembolés. J'ai négligé la recherche des portions céphaliques qui peuvent dériver du prostomium (ou acron) ; dans l'état actuel de nos connaissances, étant donné surtout que l'embryologie des Psoques reste à faire, une telle recherche ne reposait sur aucun fait.

*
* *

Le plan suivi est le suivant : les trois premières parties sont respectivement consacrées à l'étude de l'anatomie de la tête, du thorax et de l'abdomen ; chacune d'elles débute par la description des formations tégumentaires, ce qui ne constitue pas un travail original, mais cette description était indispensable pour fixer la terminologie employée. La quatrième et la cinquième parties, complètement inédites, traitent de l'appareil circulatoire et des terminaisons nerveuses périphériques.

Contrairement à une habitude assez répandue, je n'ai pas jugé utile de séparer l'interprétation des faits de leur description ; je pense en effet qu'il est plus facile de comprendre une discussion lorsque les éléments viennent d'en être exposés. Je n'ai pas non plus consacré de chapitre spécial à l'anatomie comparée à travers l'ordre des Psocoptères ; les faits étant sensiblement identiques chez les différents types observés, je me suis contenté de signaler les différences les plus importantes lorsque l'occasion s'est présentée, et lorsqu'elles pouvaient aider aux interprétations. Encore que j'aie cherché à présenter un travail aussi complet que possible, je me suis trouvé dans l'obligation de renoncer à certains développements ; c'est ainsi que l'étude des divers types d'organes génitaux a été réservée pour un travail ultérieur ; de même, je n'ai pas repris la description du tube digestif donnée par RIBAGA (sauf en ce qui concerne la région stomodéale), ni celle de l'appareil trachéen.

Technique.

La technique utilisée peut être résumée ainsi :

1° Les sclérites ont été étudiés, par la méthode classique, après destruction des tissus par la potasse ; pour le squelette interne, les individus vidés par ce procédé furent rapidement inclus à la paraffine et coupés en deux, soit suivant le plan sagittal, soit suivant un plan horizontal. Des dissections aux aiguilles fines ont permis d'isoler les pièces buccales et les genitalia, et de reconnaître leurs rapports avec les régions voisines.

2° L'anatomie a été reconstituée par la méthode des coupes sériées. Le fixateur préféré fut le Bouin-Duboscq, à cause de sa puissance de pénétration. J'ai utilisé d'abord l'inclusion à la paraffine en deux temps, telle que l'indique DENIS ; elle m'a donné de bons résultats, mais, en raison de la longue durée de séjour à l'étuve, j'ai employé en dernier lieu la méthode mixte au collodion-paraffine, en suivant les indications de MILLOT (1926).

Les coupes ont été exécutées à 8 μ pour *Stenopsocus* et les espèces ailées de taille analogue ; les exemplaires de *Nymphopsocus*, plus petits, ont été coupés à 5 μ . Le collage a été fait à la gélatine. La grosse difficulté fut d'éviter les décollements des coupes riches en éléments chitineux endophragmatiques, comme celles de la tête et du prothorax ; le collodionnage a donné des résultats relativement bons, encore qu'il ait gêné parfois les colorations ; pour obvier à cet inconvénient, j'ai employé l'artifice préconisé par LANGERON (1934, p. 431) : un ramollissement de la paraffine sur la platine de l'étuve à 56°, en chassant l'air interposé entre le porte-objet et la coupe, applique énergiquement celle-ci contre le verre, et donne une adhérence suffisante pour que l'élimination de la paraffine se fasse sans accident ; à la sortie du toluène, la gélatine est tannée dans le mélange alcool-formol. Ce procédé permet d'éviter le collodionnage.

La triple coloration de Prenant, légèrement modifiée pour diminuer la durée des opérations, a donné les meilleurs résultats. L'hématoxyline ferrique a été remplacée par l'hémalun. L'ordre des opérations est le suivant : 1) Hémalun de Carassi : 30 minutes ; 2) différenciation à l'alcool chlorhydrique : jusqu'à disparition de la teinte violacée de la coupe ; 3) lavage à l'eau de source : 1 heure

au moins ; 4) solution aqueuse d'érythrosine à 1 o/o : 30 minutes ; 5) lavage rapide à l'eau distillée ; 6) acide phosphomolybdique à 1 o/o : 15 minutes, puis lavage à l'eau distillée : 2 minutes ; 7) déshydratation rapide dans la série montante des alcools 30°, 70°, 90° ; 8) solution de vert lumière à 1 o/o dans l'alcool à 90° : environ 20 *secondes* (ce temps varie suivant l'épaisseur des coupes, mais la moyenne indiquée donne des résultats à peu près sûrs) ; 9) différenciation et déshydratation par l'alcool absolu, puis xylol et montage au baume.

Cette coloration permet une sélection très facile des tissus de l'insecte ; en particulier, elle différencie remarquablement la chitine : la couche externe, lorsqu'elle est fortement pigmentée, garde sa coloration naturelle ; si l'épaisseur du tégument est très grande, la zone externe reste d'un jaune brillant ; puis les couches sous-jacentes se colorent en rouge vif, et enfin la mince couche immédiatement en contact avec l'hypoderme est d'un vert cru, qui tranche avec le vert un peu terne des fibres nerveuses, et même avec celui des fibres musculaires. Lorsque la chitine reste molle, ce qui est le cas des ligaments internes, elle prend cette teinte verte caractéristique.

3° La plupart des figures représentant des organes en place ont été exécutées, à la chambre claire, d'après des préparations d'ensemble obtenues de la manière suivante : des coupes épaisses convenablement orientées ont été pratiquées au rasoir (sans microtome) sur des individus conservés dans l'alcool fort ; les muscles et organes gênants ont été enlevés ensuite à l'aiguille, et les dissections obtenues furent colorées légèrement à l'éosine, déshydratées et montées au baume. C'est ainsi qu'ont été étudiées les musculatures alaire, abdominale et celles des organes génitaux, concurremment avec la méthode des coupes.

4° Cette dernière a servi exclusivement à la reconstitution du système nerveux ; afin de suivre les nerfs avec certitude, je n'ai pas hésité à dessiner toutes les coupes d'une même série, et cela pour des séries d'orientations différentes, autant de fois que ce fut nécessaire ; ce travail, fastidieux en apparence, s'est révélé indispensable pour l'élimination des erreurs.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE DE LA TÊTE

CHAPITRE PREMIER

LE SQUELETTE CHITINEUX

La nomenclature adoptée pour sa description est celle des auteurs modernes anglais et américains (cf. SNODGRASS, 1928). ENDERLEIN (1903 a) et RIBAGA (1901) ayant déjà donné des figures assez détaillées, les synonymies les plus importantes seront signalées à l'occasion.

I

Exosquelette

L'examen de la capsule céphalique permet de reconnaître :

1° En vue antérieure (fig. 2) : le *labrum* *Lr* ; l'*anteclypeus* *Acl* (*clypeolus* d'ENDERLEIN, non précisé par RIBAGA) ; le *post-clypeus* *Pcl* (*clypeus* d'ENDERLEIN) fortement bombé ; enfin le *front* *Fr*, portant l'ocelle médian, et séparé du post-clypeus par une suture très nette : la *suture épistomale* *ep*. Postérieurement, le front est limité par les branches latérales en Y de la *suture épiceraniale* *ec*, qui le séparent de l'*épiceranium* *Ep* (ou *vertex*). Les deux moitiés symétriques de cet épiceranium sont séparées par le tronc de l'Y, qui forme la *suture épiceraniale médiane* *ecm* (fig. 4). Les deux ocelles latéraux sont logés chacun dans l'angle antérieur médian des lobes épiceraniaux.

De chaque côté, on aperçoit les *yeux composés* *O*, demi-sphéri-

ques, plus développés chez le mâle ; au-dessous de ces yeux, les *genæ* *G* (ou joues) portent les *mandibules* *Md*. En avant des extrémités libres des sutures épicroaniales latérales s'ouvrent les *orbites antennaires* *Oa*, entourés par un bourrelet peu marqué : le sclérite antennaire. Enfin, aux points de jonction de la suture épistomale et des bords antérieurs des mandibules, se creusent les fossettes

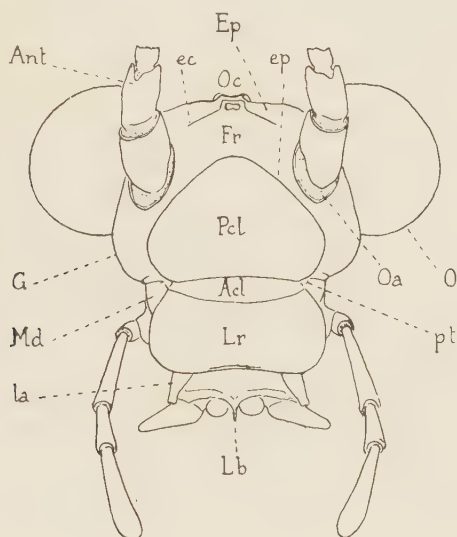


Fig. 2. — Vue antérieure de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* ♂. — *Acl* : ante-clypeus ; *Ant* : antenne ; *Ec* : epicranium ; *ec* : suture épicroaniale ; *ep* : suture épistomale ; *Fr* : frons ; *G* : gena ; *la* : ciseau maxillaire (lacinia) ; *Lb* : labium ; *Lr* : labre ; *Md* : mandibule ; *O* : œil composé ; *Oa* : orbite antennaire ; *Oc* : ocelles ; *pt* : pretentorina.

d'invagination des bras antérieurs du tentorium, ou *pretentorina* *pt* (MAC GILLIVRAY, 1923).

2° En vue latérale (fig. 3) : on retrouve la plupart des sclérites reconnus précédemment. La plus grande partie de la paroi latérale de la capsule céphalique est formée par la *gena* *G*, qui se termine postérieurement par un bourrelet fortement chitinisé dans la région ventrale : c'est le *bourrelet postgena*! *Pg*, portant l'acetabulum qui reçoit le condyle d'articulation postérieure de la mandibule ; bien qu'il n'y ait pas ici de suture génale, on peut le considérer, grâce à cet acetabulum, comme représentant la post-gena.

En avant, la mandibule présente une cavité acétabulaire dans

laquelle s'engage un condyle qui est une excroissance de la suture épistomale (*ginglymus*); c'est immédiatement au-dessus de cette articulation que se trouve la pretentorina. On sait que la morphologie comparée a permis d'attribuer à cette fossette une certaine importance : sa position étant constante chez les Ptérygotes (MAC GILLIVRAY, 1923 ; SNODGRASS, 1927 *b*, 1928) elle définit l'extrémité ventrale de la suture épistomale.

Entre la mandibule et la gena se trouve un sclérite transversal,

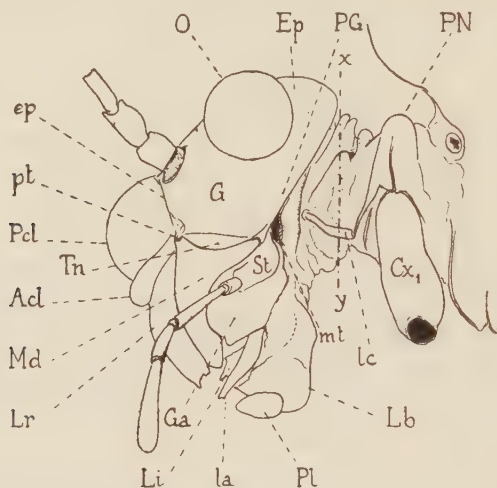


Fig. 3. — Tête et prothorax de *Stenopsocus stigmaticus* ♀, en vue latérale (un peu oblique) : Cx₁ : coxa antérieure ; Ga : galea ; Li : lingua ; l. c. : sclérite latéro-cervical ; mt : metatentorina ; Pg : postgena ; Pl : palpe labial ; PN : pronotum ; St : stipes maxillaire ; Tn : trochantin ; xy : trace sur le collum du plan de section de la fig. 4. Pour les autres notations, voir fig. 2.

le trochantin Tn. RIBAGA ne l'indique pas, tandis qu'ENDERLEIN (1903 *a*, Taf. III fig. 2) représente deux sclérites superposés (h_1 , h_2) et considère le plus dorsal comme membrane de liaison entre le clypeus et la maxille, l'autre reliant le clypeus à la mandibule. Je n'ai trouvé cette disposition chez aucun Psoque. D'après IMMS (1925), le trochantin ne serait connu que chez les Orthoptères.

En arrière de la mandibule, on voit la *maxille*, rattachée au bourrelet post-genal par une membrane souple ; on en distingue : le *stipes* St, avec le *palpifer* portant le *palpe* à 4 articles ; puis la face externe d'un lobe charnu représentant la *galea* Ga, débordée ventralement par la pointe du ciseau maxillaire noté *la*.

Postérieurement, on trouve enfin le *labium* *Lb* avec son *palpe* uniarticulé *Pl*. Encore qu'un chapitre soit réservé à l'étude détaillée du labium, on signalera dès maintenant l'absence d'une gula individualisée en sclérite indépendant. Entre la postgena et la paroi labiale, on distingue la *suture post-occipitale*, qui se termine ventralement par la fossette d'invagination du bras postérieur du tentorium : *metatentorium* de MAC GILLIVRAY (*mt.*). On verra enfin plus loin que l'étude de l'anatomie interne conduit à attribuer au seg-

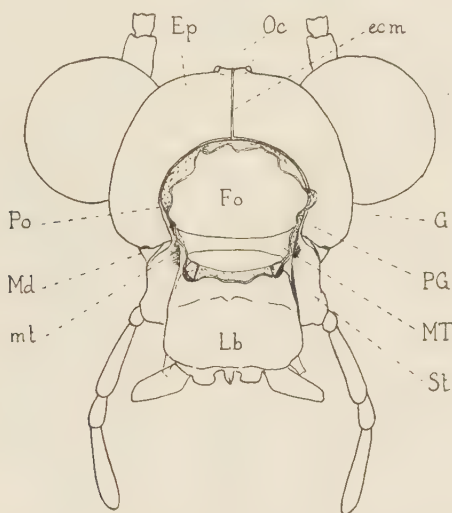


Fig. 4. — Vue postérieure de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* ♂. — *ec. m.* : suture épiceraniale médiane ; *Fo* : foramen occipital ; *MT* : metatentorium ; *Po* : bourrelet post-occipital. Autres notations comme pour figures 2 et 3.

ment labial la bande tégumentaire qui s'étend, en direction dorso-ventrale, entre le bourrelet post-occipital et l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale.

3° En vue postérieure (fig. 4), après sa séparation du prothorax, la tête montre le *foramen occipital* *Fo*, ouverture circulaire entourée par le *bourrelet post-occipital*, sclérite étroit, d'interprétation délicate, et maintenue béante ventralement par les bras postérieurs du tentorium. De chaque côté de ce foramen on retrouve les postgenæ, continuées dorsalement par la région postérieure de l'épicranium. Si l'on a coupé en arrière du domaine labial (par exemple suivant le plan dont la trace *xy* est indiquée sur la figure 3), on peut voir, latéralement, le tégument labial attaché sur le bord externe

du bourrelet post-occipital, et se prolongeant ventralement par le labium qu'il supporte. La figure 3 de la planche I de RIBAGA donne de cette région caudale de la tête une vue trop simplifiée et n'indique pas clairement les rapports des différents sclérites avec le foramen. L'interprétation de toute cette région présente des difficultés, et il importait que ces rapports fussent nettement définis.

*
* *

Dans la description qui précède, seuls les sclérites tergaux et pleuraux formant la capsule céphalique ont été étudiés. La région sternale, constituée par l'hypopharynx, fait l'objet d'un chapitre particulier.

II

Endosquelette.

a) Crêtes internes et endophragmes. — La suture épicroaniale est marquée intérieurement par la *crête épicroaniale*; la suture épistomale est prolongée par une crête interne, la *crête épistomale cr. ep.* (fig. 5), ou endophragme clypeo-frontal, constituant une véritable cloison qui sépare la cavité clypéale du reste de la cavité céphalique. Cette crête s'atténue latéralement et devient un bourrelet marquant, de chaque côté et antérieurement, à partir des pretentorinæ, la suture qui sépare l'ante et le post-clypeus. Notons en outre que le sclérite antennaire se prolonge antérieurement jusqu'au voisinage de l'endophragme épistomal par un bourrelet, ou crête préantennaire, et que l'orbite oculaire est bordé intérieurement par une crête oculaire.

b) Le tentorium (fig. 5 et 6).

1° *Description.* — La première description correcte a été donnée par BÖRNER (1904); elle est cependant incomplète. RIBAGA en a figuré plusieurs éléments, mais n'a pas compris leurs relations. Il décrit, sans d'ailleurs les nommer, les bras postérieurs, le corps et les bras antérieurs, mais place l'origine de ces derniers sur le *bord postérieur du trou antennaire* (p. 132 et Pl. II, fig. 16) ce qui prouve qu'il s'agit des bras dorsaux. Or, sur la figure 4 (Pl. I), il montre en pointillé ces *mêmes processus* chitineux (*Po*) naissant

antérieurement à peu près des extrémités ventrales de la suture épistomale, ce qui est l'origine exacte des bras antérieurs. Il a donc constamment confondu ceux-ci avec les bras dorsaux, et l'erreur est d'importance ; elle explique pourquoi RIBAGA n'a pas vu correctement la musculature antennaire.

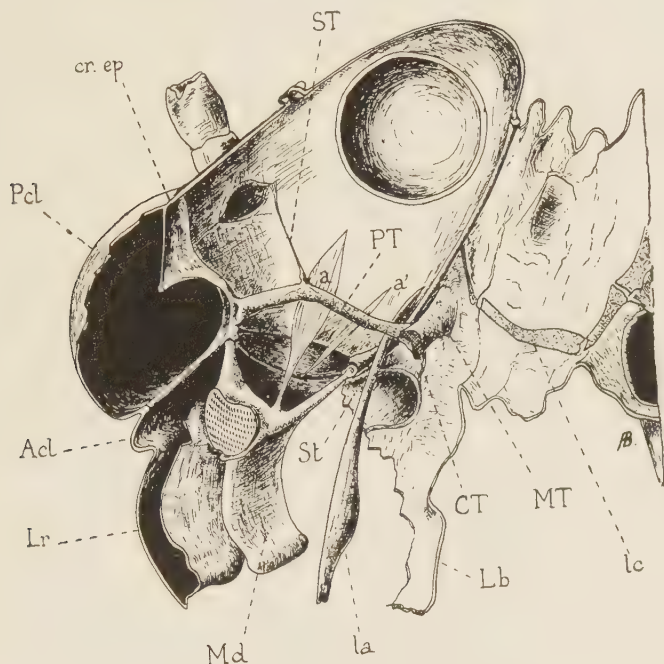


Fig. 5. — Vue interne de la capsule céphalique de *Stenopsocus stigmaticus* ♀, labium et hypopharynx enlevés, ainsi qu'une partie de la maxille. — *a*, *a'* : apodèmes d'insertion des muscles adducteur et abducteur mandibulaires ; *cr. ep.* : crête épistomale ; *CT* : corpulentorium ; *MT* : metatentorium ; *PT* : pretentorium ; *ST* : supratentorium. Autres notations comme pour fig. 2 et 3.

Chez *Stenopsocus stigmaticus*, le tentorium est du type qu'on observe chez les Ptérygotes à mandibules broyeuses. Deux bras antérieurs, ou *pretentoria* ⁽¹⁾, *PT*, arqués, à convexité dorsale, se détachent de la paroi céphalique, comme il a été dit précédemment, des extrémités ventrales de la suture épistomale ; là, ils sont en relation directe avec les articulations antérieures des man-

(1) La nomenclature est celle de MAC-GILLIVRAY, à cause de sa commodité.

dibules. Les fossettes qui marquent leur invagination ont été nommées *pretentorinae* *pt*. Les pretentoria viennent converger en arrière vers le corpo-tentorium, auquel ils se soudent. Chacun d'eux, vers son tiers antérieur, donne une branche très grêle qui va s'attacher, par une extrémité distale ligamenteuse étalée en éventail, sur le bord postérieur de l'orbite antennaire : il s'agit donc d'un bras dorsal, ou *supra tentorium* *ST*.

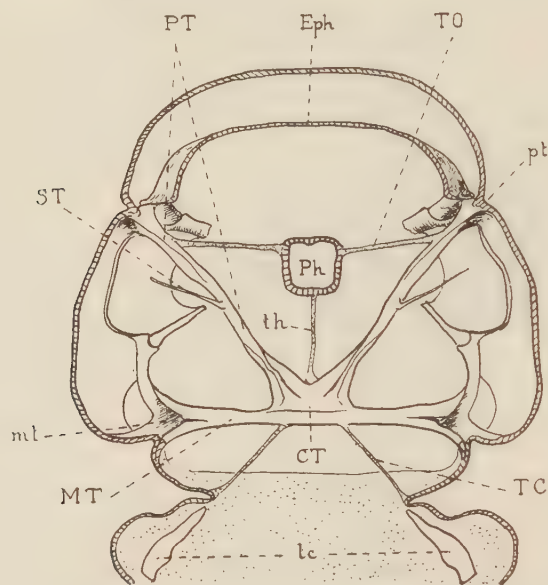


Fig. 6. — Tentorium de *Stenopsocus stigmaticus* vu en plan. — *CT* : corpo-tentorium ; *Eph* : épipharynx ; *MT* : metatentorium ; *mt* : metatentorina ; *PT* : pretentorium ; *pt* : pretentorina ; *Ph* : coupe du pharynx ; *ST* : supra-tentorium ; *TC* : ligaments tentorio-collaires ; *th* : ligament tentorio-hypopharyngien ; *TO* : ligaments tentorio-oraux.

Le *corpo-tentorium* *CT* est une lame chitineuse médiane transverse, relativement courte, dont la face ventrale est légèrement creusée en gouttière. Il se prolonge latéralement par les *bras postérieurs* du tentorium, ou *metatentoria* *MT* ; chacun de ces bras naît, sur la paroi céphalique, d'une invagination située à l'extrémité ventrale de la suture post-occipitale : la *metatentorina* *mt*.

Le *corpo-tentorium* est également relié à la paroi collaire par une paire de ligaments chitineux insérés chacun à l'extrémité pro-

ximale du sclérite latéro-cervical : ce sont les *ligaments tentorio-collaires TC*. On pourrait les nommer *post-tentoria*.

Enfin, il reste à signaler une autre paire de ligaments chitineux reliant les angles antéro-latéraux de la bouche aux faces internes des pretentoria, tout près de l'origine proximale de ceux-ci : on peut les nommer *ligaments tentorio-oraux TO*.

2° *Musculature insérée sur le tentorium*. — Le tentorium de *Stenopsocus*, comme celui des Ptérygotes, et contrairement à ce qu'on observe chez les Aptérygotes, n'a pas de musculature propre ; on retrouvera donc, par la suite, les muscles dont il va être question ici ; il est cependant nécessaire d'en donner une liste dès maintenant pour permettre de comprendre l'interprétation du tentorium.

Muscles antennaires. — Ils s'attachent, soit sur les pretentoria, soit sur les supratentoria, tout à fait à la base de ces derniers.

Muscles mandibulaires. — Deux petits muscles adducteurs partent du même point de la face interne de chaque bras antérieur, en avant de l'insertion du supratentorium ; ils se rendent, l'un au bord antérieur, l'autre au bord postérieur de la mandibule. Ce sont des muscles sternaux de cet appendice.

Muscles maxillaires. — Au moins l'un des trois muscles adducteurs du stipes, le plus antérieur, part du pretentorium, tandis que les deux autres naissent de la face ventrale du corpo-tentorium.

Muscles labiaux. — Un seul muscle labial se détache de la face postérieure du metatentorium ; c'est le rétracteur proximal latéral du mentum (o des figures).

Muscles dilatateurs ventraux du pharynx. — Tous naissent sur le pretentorium. Considérés ici comme n'ayant aucune valeur appendiculaire, ils ne sauraient entrer en compte pour l'interprétation du tentorium.

Ligament tentorio-hypopharyngien (th, fig 6, 7, 13, 22). — Il s'agit d'un cordon fibreux impair, dans lequel il n'est pas possible de mettre en évidence la moindre striation pouvant faire conclure à une nature musculaire ; il ne peut non plus être question de formation chitineuse. Ce cordon se détache du corpo-tentorium, et se dirige, dans le plan sagittal, vers le sclérite hypopharyngien post-stomodéal, au-dessus duquel il s'insère ; il est par suite antérieur, morphologiquement, à ce sclérite. Il passe d'autre part sous la commissure post-œsophagienne, à laquelle il est par conséquent

postérieur. Sur une coupe longitudinale (fig. 7), j'ai pu voir qu'il reçoit de cette commissure un très fin filet nerveux; ce n'est pas suffisant pour affirmer que cette innervation est constante, mais, puisqu'elle a été trouvée chez un individu, on peut en faire état dans une interprétation.



Fig. 7. — Coupe sagittale de la région stomodéale, montrant le ligament tentorio-hypopharyngien *th*. — *c. o.* : commissure post-œsophagienne; *C. T.* : corpo-tentorium; *Eph* : épipharynx; *G. fr.* : ganglion frontal; *G. I.* : ganglion sous-œsophagien; *G. S.* : ganglion cérébroïde; *g. a.* : ganglion angéien; *H* : muscles pharyngiens postérieurs dorsaux; *Hyph* : hypopharynx; *o. pr.* : coupe du faisceau de fibres nerveuses de l'organe épipharyngien préstomodéal; *r* : nerf récurrent; *S* : bouche; *y, z* : muscles ventraux tentorio-pharyngiens.

Ce ligament m'a paru longtemps incompréhensible. Or, chez *Nymphopsocus destructor* Enderlein, et correspondant exactement à l'emplacement de cette bandelette fibreuse, on trouve deux petits muscles, situés de part et d'autre du plan sagittal et passant, comme elle, sous la commissure post-œsophagienne qui leur envoie un petit nerf moteur impair, dirigé vers l'arrière et le bas (fig. 8).

Comme dans l'espèce considérée le ganglion sous-œsophagien est appliqué contre l'hypoderme hypopharyngien, on a nettement l'impression de muscles perforants du système nerveux, comme les muscles superlinguaux qu'a décrits DENIS chez les Collemboles. Il s'agit sans aucun doute, à mon avis, de muscles hypopharyngiens homologues de ces muscles superlinguaux. Cette homologie est d'ailleurs purement morphologique, car il n'y a pas homodynamie, les muscles de *Nymphopsocus* n'ayant aucun rapport avec ce qu'on a nommé superlinguæ dans l'hypopharynx des Psoques. Quoi

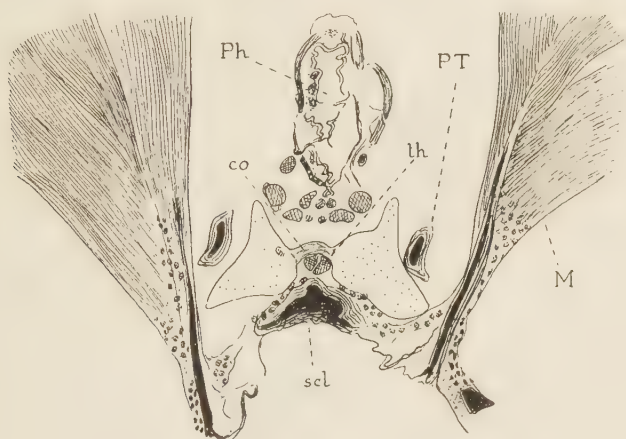


Fig. 8. — Portion de coupe transversale de la tête de *Nymphopsocus destructor* au niveau du sclérite mandibulo hypopharyngien *scl*, montrant les deux muscles tentorio-hypopharyngiens *th* passant sous la commissure post-œsophagienne *c. o.* — *M* : muscle tergo-mandibulaire ; *Ph* : pharynx coupé tangentiellement dans sa région coudée ; *PT* : pretentorium.

qu'il en soit d'ailleurs, le ligament tentorio-hypopharyngien de *Stenopsocus* correspond certainement aux muscles de *Nymphopsocus*, et c'est là l'essentiel ; on doit alors l'attribuer au domaine correspondant à son innervation, c'est-à-dire au domaine tritocérébral *s. l.* ; ou bien, si l'on peut étendre aux Psoques les conclusions de DENIS, au domaine superlingual de cet auteur.

3° *Interprétation du tentorium de Stenopsocus.* — L'interprétation du tentorium d'un Ptérygote, c'est-à-dire la recherche des régions de ce sclérite qu'on peut attribuer aux différents somites céphaliques ayant contribué à sa formation est un problème très délicat. Les opinions des auteurs sont assez différentes, et c'est

un indice de l'incertitude qui domine le problème. On sait toutefois, par l'embryologie, qu'il s'agit d'invaginations sternales qui perdent ensuite toute relation avec le tégument, sauf aux points d'attache sur la capsule céphalique. SNODGRASS (1928, pp. 50 et *seq.*) a donné un excellent résumé de la question, ainsi qu'un essai d'interprétation qui a le mérite de relier les faits observés chez les Insectes, les Myriapodes et les Crustacés. Comme je me suis inspiré de cette synthèse, je donnerai un aperçu des vues de l'auteur. D'après lui, les pretentoria et le corpotentorium des Ptéry-

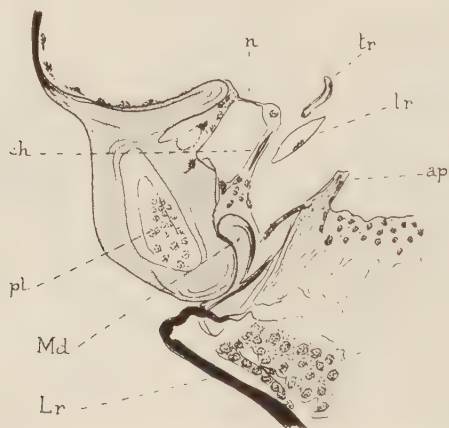


Fig. 9. — Portion de coupe transversale de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* au niveau de la pretentorina droite, montrant l'organe chordotonal *ch*. — *ap* : apodème d'insertion du muscle fronto-labral latéral *b* (remarquer l'absence de *torma* sclérifiée); *Lr* : labre; *lr* : nerf du labre; *Md* : bord antérieur de la mandibule; *n* : rameau tégumentaire issu du ganglion chordotonal; *pt* : pretentorina; *tr* : trachée.

gotes sont homologues des apophyses hypopharyngiennes des Aptérygotes et des Myriapodes, ces apophyses hypopharyngiennes étant elles-mêmes des pièces détachées, après invagination, des sternites du gnathocéphalon ⁽¹⁾ (18°, p. 93); ces parties du tentorium donnent en effet appui à des muscles des appendices buccaux

(1) Pour DENIS (1928, p. 202) ce sont, chez les Collembolés, des invaginations intersegmentaires; il n'est pas certain qu'il en soit ainsi chez les Ptérygotes, car le tentorium y supporte des muscles appendiculaires (mandibulaires et maxillaires) dont les homologues thoraciques ne se détachent pas d'endophragmes intersegmentaires, mais d'invaginations sternales : les *furcæ*.

homologues de certains muscles sternaux des pattes thoraciques. Quant aux metatentoria, absents chez les Myriapodes et la plupart des Aptérygotes, ils représenteraient des invaginations des extrémités ventrales de la suture post-occipitale, qui est probablement le sillon intersegmentaire séparant les segments maxillaire et labial.

Cette interprétation n'est pas suffisante dans le cas actuel, puisqu'elle laisse de côté les deux paires de ligaments chitineux tentorio-raux et tentorio-collaires. Voici comment on peut comprendre la structure du tentorium de *Stenopsocus*.

Pretentorium. — Son extrémité antérieure, naissant dans une région où les domaines mandibulaire (articulation épistomale de la mandibule) et tritocérébral sont contigus, ne peut pas, *a priori*, être attribuée à l'un de ces domaines plutôt qu'à l'autre ; on pourrait être tenté de la considérer comme une invagination intersegmentaire tritocérébro-mandibulaire. Mais on trouve, aboutissant précisément à chaque pretentorina (fig. 9), un organe chordotonal et un filament nerveux dépendant du nerf du labre, qui est un nerf tritocérébral. Donc, cette pretentorina appartient au tritocerebrum, ainsi qu'une certaine longueur du pretentorium, d'ailleurs très faible, et qui sera précisée tout à l'heure. La plus grande partie du bras antérieur est, ensuite, de nature mandibulaire ; c'est la région sur laquelle s'insèrent les muscles tentorio-mandibulaires. Enfin, on a une région maxillaire, donnant appui à l'adducteur stipital antérieur, très près du corpo-tentorium.

L'insertion des muscles antennaires sur le pretentorium soulève une difficulté. On sait que JANET (1900) n'ayant pas trouvé de muscles tentorio-mandibulaires chez les Fourmis, avait été conduit à attribuer au deutocerebrum la partie proximale des bras antérieurs ; la découverte ultérieure de ces muscles chez d'autres Ptérygotes vint infirmer cette hypothèse, en même temps qu'elle comblait un hiatus dans la connaissance de la structure prétentoriale. Mais comment alors interpréter ces muscles antennaires ? On les considère généralement comme intersegmentaires, soit deuto-tritocérébraux, soit deutocérébraux-mandibulaires. Or ils reçoivent leur innervation du deutocerebrum ; il faut donc admettre qu'ils ont perdu une de leurs innervations (chez les Collemboles la double innervation deuto et tritocérébrale a été mise en évidence par DENIS), ou bien qu'ils n'en ont jamais possédé qu'une ; c'est peu satisfaisant.

Ligaments tentorio-oraux. — Je n'ai trouvé l'équivalent de ces formations dans aucune description d'autres Ptérygotes ; leur nature chitineuse ne fait aucun doute, étant donné la coloration qu'ils prennent par le vert lumière ; ils ne correspondent donc pas à des cordons fibreux. On ne peut les comparer qu'aux *ligaments tenseurs* joignant, chez les Collembolés, les angles buccaux aux parois latérales de la capsule céphalique. DENIS a montré que ce ligament tenseur — de structure d'ailleurs plus complexe que celui dont il s'agit ici —, a pratiquement la valeur d'une limite entre les segments tritocérébral et mandibulaire. Comme il s'attache chez les Collembolés sur la paroi céphalique, il peut y avoir quelque difficulté pour démontrer l'homologie entre les deux formations ; mais si l'on admet, avec SNODGRASS (1928, p. 51), que les pretentoria des Ptérygotes proviennent d'invaginations tégumentaires qui ont émigré successivement de la paroi génale (Odonates. Ephémères) jusqu'aux extrémités ventrales de la suture épistomale (autres Ptérygotes), alors rien ne s'oppose plus à l'acceptation de cette homologie. On peut évidemment nier la réalité d'une telle évolution des pretentorinæ ; il n'en reste pas moins vrai que les points où naissent les pretentoria sur la capsule céphalique peuvent être considérés comme homologues, encore qu'ils ne coïncident pas nécessairement dans les différents groupes : le point d'insertion externe du ligament tenseur d'*Anurida* peut ainsi correspondre à celui du ligament chitineux de *Stenopsocus* sur le pretentorium, sans qu'il soit nécessaire d'admettre la migration d'une position à l'autre. Le ligament tentorio-oral de *Stenopsocus* serait alors la limite intersegmentaire entre les domaines mandibulaire et tritocérébral ; par suite, toute la face ventrale interne du pretentorium située en avant de l'insertion tentoriale de ce ligament, et en plus la pretentorina, appartiendraient au tritocerebrum ; tandis que la partie postérieure serait de nature mandibulaire, jusqu'à l'insertion, naturellement, du premier muscle maxillaire.

Le corpo-tentorium. — Ventralement, il ne donne appui qu'à des muscles stipitiaux, qui sont des muscles coxaux maxillaires ; donc il appartient au domaine maxillaire. Mais, de sa face antérieure se détache le ligament tentorio-hypopharyngien, qui, on l'a vu précédemment, est l'homologue des muscles hypopharyngiens tritocébraux (*s. l.*) de *Nymphopsocus*. Il faut donc, ou bien admettre que cette face antérieure contient des éléments tritocébraux, ce

qui n'est pas impossible, car une partie du domaine tritocérébral est post-orale, comme en témoigne la commissure post-œsophagienne ; ou bien considérer le ligament comme intersegmentaire. C'est une première difficulté.

D'autre part, l'insertion sur la face postérieure du corpo-tento-

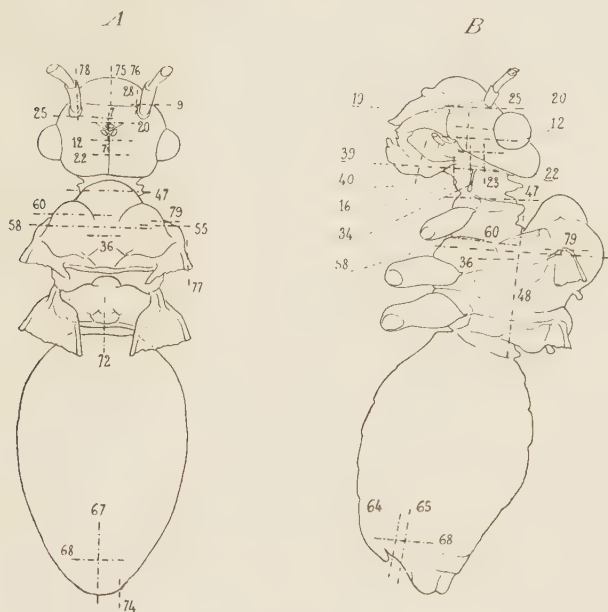


Fig. 10. — *Stenopsocus stigmaticus* ♀ : vues dorsale (A) et latérale (B) sur lesquelles on a représenté les traces des plans de section correspondant aux coupes figurées dans ce travail. Les nombres sont les numéros des figures du texte. Par convention, les coupes parallèles au plan sagittal seront nommées *coupes sagittales*, si elles sont confondues avec ce plan (ex. : 72, 67), ou *parasagittales* (ex. : 77) ; les coupes perpendiculaires au plan sagittal et verticales (l'insecte étant considéré dans sa position de repos sur un plan horizontal) sont nommées *coupes transversales* (ex. : 25, 58) ; enfin, les coupes perpendiculaires au plan sagittal et horizontales sont nommées *coupes horizontales* (ex. : 48). Encore que les coupes 64 et 65 se rapportent à l'organe copulateur du ♂, elles ont été figurées ici à leur emplacement approximatif. [Erratum : lire 38 au lieu de 39 (fig. B)].

rium des ligaments tentorio-collaires crée un nouveau problème ; on verra plus loin que ces ligaments doivent être considérés comme des limites intersegmentaires labio-prothoraciques. Par conséquent, on est amené à introduire dans la partie postérieure du corpo-tentorium des éléments labiaux, et même prothoraciques.

Ainsi, le corpo-tentorium paraît complexe ; mais il est constitué certainement, pour sa plus grande partie, par des éléments maxillaires.

Le metatentorium. — Comme il sera démontré plus loin, tout ce qui est en avant des metatentoria appartient au domaine maxillaire, tandis que tout ce qui se trouve en arrière est labial ; l'interprétation de ces bras est donc immédiate : ils ont la valeur d'invaginations intersegmentaires labio-maxillaires. Par suite, la suture postoccipitale, qui continue dorsalement leurs metatentorinae, doit être considérée comme représentant le sillon intersegmentaire séparant les mêmes segments. Dans le cas particulier des Psoques, les vues de RIELEY (1904), qui est arrivé à la conclusion précédente en étudiant le développement de la tête de la Blatte, et de SNODGRASS (1928), se trouvent ainsi vérifiées.

En résumé, la face antérieure des metatentoria doit être attribuée au segment maxillaire, tandis que leur face postérieure appartient au labium, ce que confirme l'insertion sur elle d'une paire de muscles labiaux. Toutefois, une complication se présente, du fait de l'insertion supplémentaire des muscles longitudinaux ventraux prothoraciques ; elle a été signalée déjà par SNODGRASS (1928). On verra comment on peut résoudre cette difficulté.

Les ligaments tentorio-collaires. — Quelle est leur signification ? Ils représentent peut-être une partie manquant chez les autres Ptérygotes, mais présente chez des Aptérygotes, décrite en particulier par DENIS chez les Collembolés où des bras du « tentorium postérieur » relie celui-ci à la limite des téguments labial et prothoracique. Quoi qu'il en soit, ils ont une grande importance au point de vue morphologique. On verra en effet plus loin que la plaque latéro-cervicale est un sclérite prothoracique, son extrémité céphalique marquant la limite antérieure du prothorax sur la paroi latéro-ventrale du corps. L'idée vient alors d'interpréter les ligaments comme des invaginations intersegmentaires rudimentaires entre labium et prothorax, comparables aux metatentoria, et méritant le nom de *post-tentoria*. On objectera que, s'il en était réellement ainsi, ils devraient recevoir l'insertion des muscles longitudinaux ventraux prothoraciques, alors que ceux-ci s'attachent sur les metatentoria ; or, SNODGRASS est obligé d'admettre la disparition de la limite intersegmentaire labio-prothoracique, justement pour expliquer cette insertion sur un sclérite labio-maxillaire, les mus-

cles traversant le domaine labial sans y prendre pied. Chez les Psoques, il en serait encore de même, mais la limite intersegmentaire labio-prothoracique n'aurait pas disparu ; rudimentaire, elle n'aurait pas de relations avec les muscles ventraux ; les Psoques fixeraient ainsi un stade de l'évolution des post-tentoria chez les Ptérygotes ; autrement dit, ils montreraient une disposition morphologique intermédiaire entre celle des Aptérygotes et celle des Ptérygotes sans ligaments collaires. Ce qui ne signifie pas, bien entendu, que ces derniers aient nécessairement connu ce stade au cours de leur phylogénie.

CHAPITRE II

LE STOMODEUM ET SA MUSCULATURE

I. — Le stomodeum.

La bouche de *Stenopsocus*, qui correspond à peu près à ce que RIBAGA nomme la *retrobocca*, s'ouvre au fond de l'espace limité antérieurement par l'épipharynx, postérieurement par l'hypopharynx, latéralement par les mandibules. Encore qu'on ne puisse

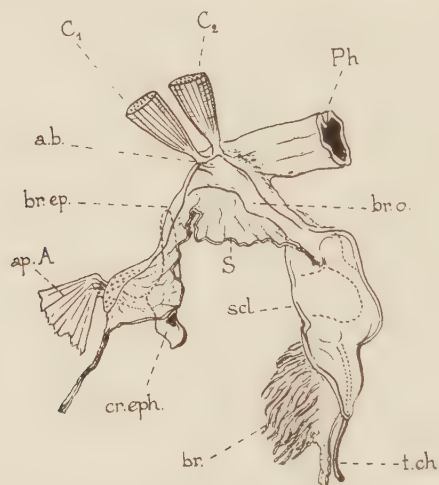


Fig. 11. — Cadre buccal de *Stenopsocus stigmaticus*, d'après une dissection au cours de laquelle l'orifice stomodeal a été fortement dilaté, de telle sorte que le tube digestif paraît trop abaissé. a. b. : angle buccal, avec l'insertion des muscles fronto-pharyngiens latéraux C₁ et C₂; ap. A. : apodème d'insertion du muscle clypéo-épipharyngien A; br. : brosse hypopharyngienne; br. ép. : branche épipharyngienne du cadre buccal; br. o. : branche orale de l'hypopharynx; cr. eph. : crête épipharyngienne médiane; f. ch. : filament chitineux des sclérites ovoïdes de l'hypopharynx; Ph : pharynx; S : bouche; scl. : sclérite mandibulo-hypopharyngien.

parler ici de cavité atriale comme chez les Insectes entotrophes, cet espace lui est fonctionnellement comparable. Immédiatement en avant de la bouche, on trouve, à la base de l'épipharynx, une sorte de crête chitineuse médiane à laquelle correspond, postérieu-

rement, une gouttière creusée dans le sclérite hypopharyngien médian (voir Hypopharynx, Ch. V); il semble qu'il y ait là une coaptation.

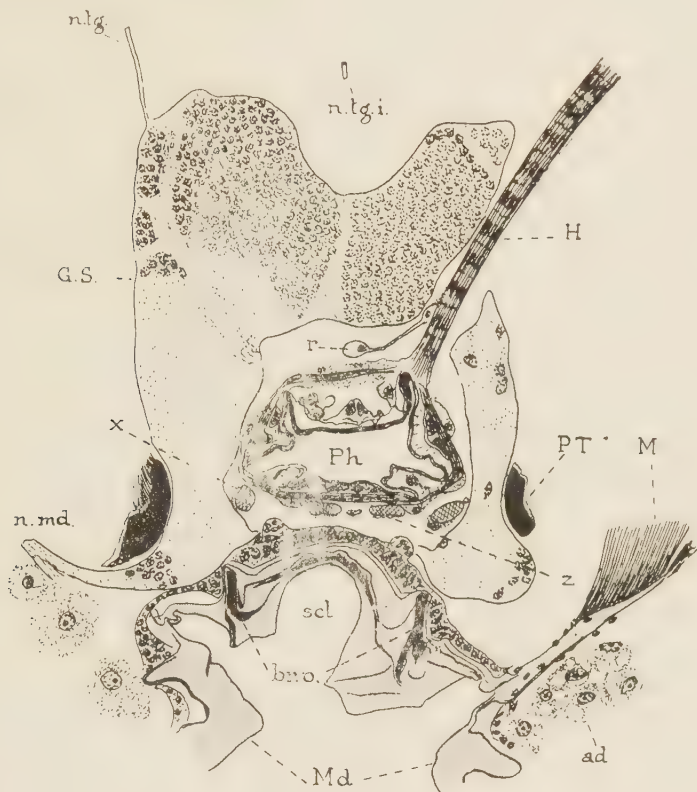


Fig. 12. — Portion de coupe transversale de la tête de *Stenopsocus stigmaticus*, à la hauteur de la face postérieure du ganglion cérébroïde G. S. et de la région mandibulaire de l'hypopharynx. *ad.* : cellules adipeuses ; *br. o.* : bras oraux de l'hypopharynx ; *H* : le plus antérieur des quatre muscles pharyngiens postérieurs dorsaux, avec son innervation ; *M* : muscle tergo-mandibulaire ; *Md* : lobes molaires des mandibules ; *n. md.* : nerf mandibulaire ; *n. tg.* : nerf tégumentaire latéral ; *n. tg. i.* : nerf tégumentaire impair ; *Ph* : pharynx, avec des muscles circulaires ; *PT* : pretentorium ; *r* : nerf récurrent ; *scl* : sclérite mandibulo-hypopharyngien ; *z, x* : muscles tentorio-oraux. On aperçoit aussi les petits ganglions desservant l'hypoderme hypopharyngien, et, à droite, l'origine de la commissure post-œsophagienne.

Anatomiquement, on peut considérer la bouche comme définie par le premier anneau de muscles circulaires du stomodeum. C'est

une fente transversale, dont les parois latérales se continuent ventralement par des membranes d'articulation avec les mandibules, membranes appartenant par conséquent au sternite mandibulaire.

Le tube stomodeal, déprimé dans la direction antéro-postérieure, s'élève d'abord vers la face dorsale, puis se coude brusquement à angle droit et se dirige alors vers l'arrière, en direction sensiblement horizontale si l'on considère l'insecte dans sa position habituelle (fig. 13). Il traverse ainsi tout le thorax, pour déboucher dans l'intestin moyen à l'extrémité antérieure de l'abdomen.

Je ne reviendrai pas, dans ce travail, sur la description qui a été donnée du tube digestif par RIBAGA. Quelques précisions sur la portion céphalique du stomodeum sont cependant nécessaires. Le coude signalé précédemment montre, dorso-ventralement, une paire d'évaginations très prononcées, les *angles buccaux* (fig. 11); ces saillies sont supportées, latéralement, par une paire de sclérites partant de l'hypopharynx : les *branches orales de l'hypopharynx*, qui se continuent, antérieurement, par des bourrelets un peu moins fortement chitinisés se raccordant à l'épipharynx; l'ensemble forme un « cadre buccal », analogue à ceux qui ont été signalés chez maints Insectes (BUGNION, 1930). Les branches épi et hypopharyngiennes d'un même côté de ce cadre peuvent se rapprocher l'une de l'autre comme les branches d'un compas, provoquant ainsi l'occlusion de la bouche.

La lumière du pharynx est par ailleurs plissée longitudinalement; on compte six sillons profondément creusés, atteignant la limite externe du canal alimentaire (fig. 12); ils sont séparés par six crêtes parallèles, remplies par les cellules de la couche épithéliale. Les muscles dilatateurs dorsaux et ventraux du pharynx s'insèrent au fond des sillons. D'autre part, dans la région antérieure, les insertions des muscles fronto-pharyngiens correspondent à des plis transversaux. Il semble donc qu'il y ait une relation entre le plissement du stomodeum et sa musculature.

II. — La musculature stomodéale (fig. 13).

Dans la liste suivante, seuls sont indiqués les muscles d'une moitié de la tête, de manière à simplifier l'exposé. On peut distinguer, d'après les insertions sur les sclérites céphaliques :

1° *Les muscles clypéo-épipharyngiens.* — Ils s'insèrent, d'une part sur le post-clypeus, d'autre part à la base de la crête épipha-

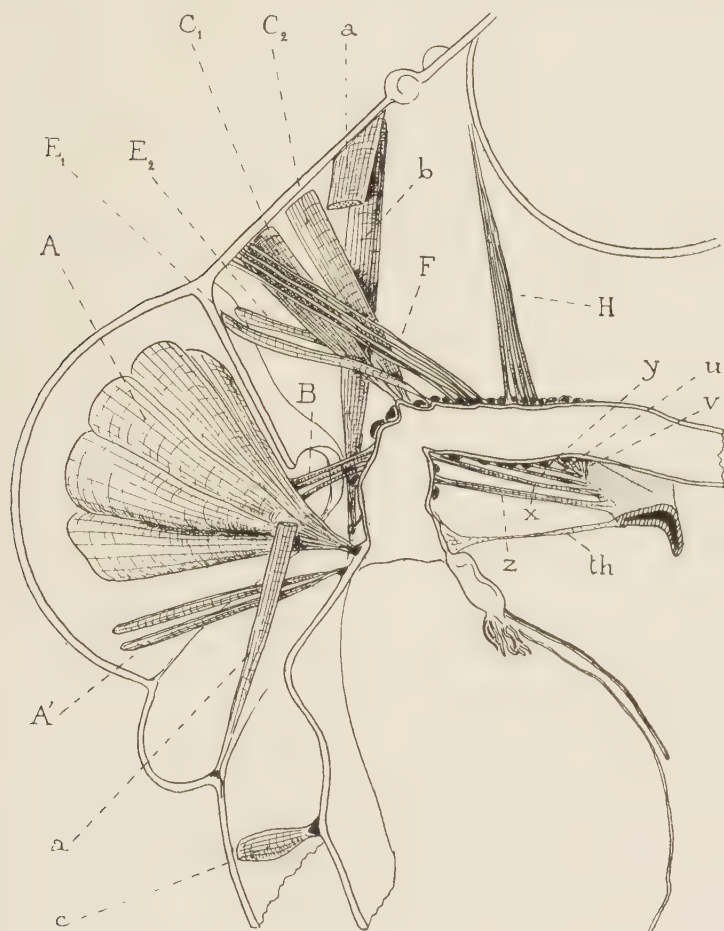


Fig. 13. — Musculature stomodéale vue de profil (reconstitution, côté droit). A : grand clypéo-épipharyngien ; A' : petits clypéo-épipharyngiens ; a : fronto-labral médian ; B : clypéo-pharyngiens ; b : fronto-labral latéral ; C₁, C₂ : fronto-pharyngiens latéraux ; c : labro-épipharyngien ; E₁ : épistomo-pharyngien interne ; E₂ : épistomo-pharyngien externe ; F : fronto-pharyngiens médians ; H : muscles postérieurs dorsaux du pharynx ; th : ligament tentorio-hypopharyngien ; z, x, y, u, v : muscles tentorio-pharyngiens. *Nota* : le muscle D n'est pas représenté.

ryngienne préorale. Physiologiquement, ce sont, ou des dilateurs de la petite cavité atriale précédant la bouche, ou plutôt les pro-

tracteurs du bord antérieur du stomodeum, dont ils provoqueraient ainsi l'ouverture. Ils peuvent être divisés en deux groupes :

a) *Le grand clypéo-épipharyngien* (A des figures) : formé par une association de faisceaux dont les bases étalées s'attachent sur la face profonde de la voûte post-clypéale, et qui convergent intérieurement pour se raccorder par un tendon unique à la base de la crête épipharyngienne. C'est le muscle *a* de RIBAGA, qui le nomme improprement *grand dilateur du pharynx*.

b) *Les petits clypéo-épipharyngiens* (A') : ce sont deux petits muscles, constitués chacun par une seule fibre, près du plan sagittal, et attachés sur l'épipharynx un peu antérieurement au gros muscle précédent. Fonctionnellement, leur action paraît se superposer à celle du muscle A, qui est, de toute évidence, plus énergique. Ce sont les muscles *b* de RIBAGA, qui les nomme *petits dilateurs du pharynx*.

2° *Les muscles clypéo-pharyngiens*. — (B) : quatre petits muscles accolés en faisceau, s'attachant sur le post-clypeus tout à fait latéralement par rapport aux précédents, et dont l'insertion sur le pharynx est immédiatement contre le bord antérieur du ganglion frontal ; ce sont de véritables muscles stomodéaux. On peut les considérer comme des dilateurs antérieurs du pharynx. RIBAGA ne les indique pas chez *Trichopsocus*, où je les ai cependant trouvés.

3° *Les muscles épistomo-pharyngiens*.

a) *Muscle épistomo-pharyngien interne* E_1 : inséré d'une part latéralement sur la crête épistomale, un peu au-dessous de la suture ; d'autre part, sur la face dorsale du pharynx, antérieurement. Il croise, du côté interne, le déprimeur labral *b* et les fronto-pharyngiens latéraux C_1 et C_2 . Il reçoit son innervation du nerf récurrent.

b) *Muscles épistomo-pharyngiens externes* E_2 : deux muscles très grêles, insérés sur la crête épistomale plus latéralement que E_1 , croisant les mêmes muscles du côté externe, et s'attachant un peu en arrière de l'angle buccal, sur la crête latéro-dorsale du stomodeum. Ils sont desservis par le nerf frontal latéral.

On peut considérer les muscles E_1 et E_2 comme des dilateurs antéro-dorsaux du pharynx. Ils n'ont pas été décrits par RIBAGA chez *Trichopsocus*, où ils ont la même disposition que chez *Stenopsocus*.

4° *Les muscles fronto-pharyngiens.*

a) *Muscles fronto-pharyngiens latéraux* (notés C₁ et C₂) : ce sont deux muscles assez forts qui s'attachent d'une part sur le front, près du plan sagittal, C₂ en arrière de C₁, et d'autre part sur l'angle buccal, à l'extrémité des bras oraux de l'hypopharynx. Ils paraissent ainsi homologues du *rétracteur des angles buccaux*, décrit par SNODGRASS chez *Dissosteira* (1928, p. 117 et 38, fig. 41 et 42 B) ; toutefois, chez cet Orthoptère, le rétracteur unique a son insertion céphalique sur le sclérite subantennaire.

Ces muscles ont été représentés par RIBAGA, qui les nomme *petits éleveurs du pharynx* (notés d). Physiologiquement, ils paraissent provoquer la fermeture de l'orifice buccal, par l'intermédiaire de celle du cadre buccal ; ils seraient ainsi des antagonistes du grand clypeo-épipharyngien A.

b) *Muscles fronto-pharyngiens médians* (notés F) : Presque dans le plan sagittal, on trouve deux muscles grêles, insérés sur le front très près de la suture épistomale, et descendant obliquement vers l'arrière pour se fixer sur la face dorsale du pharynx, à peu près au niveau de la face antérieure du ganglion cérébroïde. Ce sont vraisemblablement des dilatateurs antérieurs dorsaux du pharynx. RIBAGA ne les indique pas.

c) *Muscle fronto-pharyngien transverse* (noté D) : Il naît contre la crête épistomale interne, au point où la suture correspondante fusionne avec le bourrelet antennaire (quand celui-ci est bien développé). Il coupe la cavité céphalique transversalement, passant en avant des muscles antennaires et dorsalement par rapport au pretentorium ; il vient s'insérer sur le pharynx, latéralement, un peu en arrière des muscles C. Je n'ai pu trouver son innervation ; je l'ai suivi sur toute sa longueur dans toutes mes séries de coupes sans apercevoir la moindre trace de plaque motrice ou de filet nerveux se dirigeant vers lui ; comme il s'applique à un certain moment contre la face antérieure du ganglion cérébroïde, on pourrait penser qu'il reçoit directement son innervation de ce ganglion, mais les coupes où le contact n'existe pas ne confirment pas cette hypothèse. La question est donc en suspens.

RIBAGA ne parle pas de ce muscle, qui est peut-être représenté, sur sa figure 15, par le petit faisceau transversal dessiné, sans indication, sous les muscles notés f.

5° *Les muscles pharyngiens postérieurs dorsaux* (notés H). —

Ils naissent sur le vertex, tout à fait contre le sclérite oculaire, antérieurement. Ils se dirigent obliquement vers le pharynx, sur la face dorsale duquel ils s'attachent immédiatement en arrière du ganglion cérébroïde. Ce sont les *dilatateurs postérieurs du pharynx* ⁽¹⁾ de RIBAGA, qui n'a cependant pas trouvé leur insertion sur le vertex ; il indique celle-ci sur sa figure 16, en *g* ; or la coupe en question représente une section dans le plan du tentorium, qui est tout à fait ventral par rapport à l'insertion des muscles ; en réalité, les muscles *g* de la figure 16 sont les tentorio-stipitiaux de la maxille.

6° *Les muscles tentorio-pharyngiens*. — On peut les diviser en plusieurs groupes, d'après leur innervation et leur insertion sur le tube digestif.

a) *Muscle tentorio-oral médian* (noté *z*) : il naît de la face inféro-interne du pretentorium ; son origine est antérieure à celle des autres muscles tentorio-pharyngiens, à l'exclusion du muscle noté *x*, qui naît au même niveau. Il vient s'attacher sur la paroi pharyngienne postérieure, exactement dans l'angle formé par le coude du tube digestif. En avant de cette insertion, il n'y a plus qu'un anneau de fibres circulaires. Le muscle est dorsal par rapport à la commissure post-œsophagienne, qui lui envoie un petit nerf (fig. 7). Physiologiquement, il peut être considéré comme un dilatateur postérieur de la bouche ; en se contractant, il ouvre la fente étroite qui subsiste entre le plafond et le plancher du stomodœum, au coude de celui-ci, lorsque les différents muscles dilateurs sont relâchés.

Tous les autres muscles sont desservis par le nerf pharyngien postérieur. Ce sont :

b) Le *muscle tentorio-oral latéral x* : il naît de l'arête dorso-interne du pretentorium, à peu près dans le même plan transversal que le précédent ; il suit celui-ci, dorsalement et extérieurement pour venir s'attacher à l'angle latéral du coude stomodœal ; il a vraisemblablement le même rôle que le muscle *z*.

c) *Les muscles tentorio-pharyngiens latéraux* : il y en a trois, notés *y*, *u* et *v*. Ils naissent tous sur la face dorsale du pretentorium (aucun sur le corpo-tentorium). Les muscles *u* et *y* sont à peu près parallèles au muscle *z* ; ils s'attachent sur les crêtes longitu-

(1) Désignation en rapport avec leur fonction probable.

dinales ventrales de l'intima stomodeale, y en arrière de z , et u en arrière de y : ils sont séparés par une bande musculaire circulaire. Quant au muscle v , il est beaucoup plus court ; se détachant du pretentorium à peu près au même point que x , il s'épanouit en un éventail de fibres qui s'insèrent presque aussitôt sur le pli longitudinal latéral du pharynx.

7° *Muscles propres au tube stomodéal.* — On retrouve ici la musculature classique du pharynx, avec :

a) Des *muscles circulaires* s'étendant sur toute la portion céphalique du stomodeum ; sur la face orale antérieure, ils sont réduits à des bandes transverses interrompues par les branches orales de l'hypopharynx.

b) Des *muscles longitudinaux*, réduits chez *Stenopsocus* à quelques faisceaux logés entre les deux plis longitudinaux dorsaux (fig. 20), dans la partie proximale du tube.

Leur innervation se fait par le nerf récurrent.

*
* *

Ici peut se poser la question de la division du stomodeum en pharynx, œsophage, etc. Pour RIBAGA, l'œsophage commence au point où la musculature circulaire cesse d'être bien développée, cette musculature caractérisant le pharynx (p. 154). C'est aussi l'opinion de SNODGRASS, qui se rallie à l'ancienne division établie par LATREILLE. Par contre, chez les Collembolés, DENIS fait cesser le pharynx avec les muscles dilatateurs ventraux, et admet l'existence d'une portion œsophagienne recouverte de muscles annulaires. Mais la discussion à ce sujet ne présente aucun intérêt morphologique, et je ne m'y arrêterai pas. Toutefois, on notera que l'œsophage présente une striation annulaire, déjà signalée par RIBAGA ; il s'agit de muscles circulaires excessivement minces et étroits, dont les stries transversales caractéristiques sont bien visibles avec les objectifs à immersion.

III. — La musculature du labre.

Encore qu'il ne s'agisse pas, à proprement parler, d'une partie du stomodeum, la question du labre sera traitée dans le présent chapitre. En effet, le labre n'est pas un appendice ; d'autre part, il

précède l'orifice stomodéal, et ses muscles reçoivent une innervation de même origine que celle de la musculature stomodéale antérieure dorsale, par le ganglion frontal.

1° *Muscle fronto-labral médian (a)* : part du front, immédiatement en avant de l'ocelle médian, et vient s'insérer sur l'articulation clypéo-labrale, très près du plan sagittal. C'est un fléchisseur du labre (fig. 13 et 17).

2° *Muscle fronto-labral latéral (b)* : son insertion frontale est proche de celle du muscle *a*, mais externe par rapport à elle ; il se dirige vers l'angle latéro-dorsal du labre, sur lequel il s'attache à proximité de la pretentorina. Comme le précédent, c'est aussi un fléchisseur du labre (mêmes figures).

3° *Muscle labro-épiphyngien (c)* : c'est un muscle court, d'assez gros diamètre relativement à sa longueur, qui traverse la cavité du labre d'avant en arrière, en allant du labre à l'épiphyngx ; il est peu éloigné du plan sagittal. C'est un déprimeur de l'épiphyngx (fig. 13, 17, 75 et 76).

CHAPITRE III

LE SYSTÈME NERVEUX CÉPHALIQUE

La tête de *Stenopsocus* contient le ganglion cérébroïde et la plus grande partie du ganglion sous-œsophagien, celui-ci pénétrant, en arrière, dans la région collaire. RIBAGA a déjà donné de ces ganglions, au sujet de *Trichopsocus*, une description qui est encore valable ici, ce qui dispensera de détails inutiles. Par contre, son étude des nerfs céphaliques est notoirement incomplète, souvent erronée, surtout en ce qui concerne les formations dépendant du sympathique (les seules qu'il ait essayé d'approfondir). Afin de simplifier le texte, les nerfs vus et interprétés correctement par l'auteur italien seront signalés par un astérisque. Ajoutons que NOLAND donne sur le cerveau de *Liposcelis divinatorius* des indications rudimentaires.

I. — Ganglion cérébroïde.

C'est une masse développée dans le sens transversal, et comprimée, par contre, d'avant en arrière, de telle sorte que les coupes parallèles au plan sagittal n'en montrent qu'une portion réduite.

On y distingue deux lobes dorso-latéraux (*l. opt.*), infléchis vers l'arrière et se rattachant aux yeux composés : ce sont les *lobes optiques*. Encore que je n'aie pas approfondi leur étude, ils paraissent peu différer, histologiquement, de ceux qu'a décrits VIALLANES chez les Orthoptères.

Sur sa face antérieure, immédiatement en arrière du *front*, deux autres lobes, moins saillants, sont séparés par une incisure médiane qui s'atténue en sillon en se rapprochant de la face dorsale. Ces lobes se raccordent en arrière aux lobes optiques, chacun détachant vers l'avant, de son bord externe, le gros nerf antennaire. Il s'agit donc des *lobes antennaires* ou *olfactifs* (*l. ant.*).

La face postérieure du « cerveau » ne montre qu'une faible saillie, bilobée ventralement, chaque lobe donnant naissance au nerf formant la racine du sympathique pair.

II. — Nerfs du ganglion cérébroïde.

1° De la face dorsale du ganglion naissent trois troncs nerveux courts *oc*, qui aboutissent à chacun des trois ocelles. Ce sont les *nerfs ocellaires* (*).

On peut suivre les fibres de ces nerfs assez profondément dans le ganglion ; elles traversent l'écorce dorsale de celui-ci et se terminent à proximité de sa face postérieure ; rien ne permet d'attribuer la racine du nerf médian (qui est d'ailleurs formée de deux faisceaux de fibres nettement distincts) à un neuromère autre que celui des deux nerfs latéraux, c'est-à-dire autre que le protocerebrum.

2° De la face postérieure dorsale du ganglion, un peu intérieurement par rapport à chaque lobe optique (fig. 12, 14), une paire de nerfs fins *tg* se rendent au tégument de la capsule céphalique, qu'ils atteignent en avant des fibres les plus antérieures de l'adducteur tergal mandibulaire. Par son origine, cette paire de *nerfs tégumentaires latéraux-dorsaux* est certainement protocérébrale ; elle paraît être tout à fait homologue de la paire de nerfs protocérébraux ascendants décrits par DENIS chez les Collembolés.

3° Un autre *nerf tégumentaire*, *impair* et médian *tg.m*, dont je n'ai pu reconnaître le point d'insertion distal, naît dorsalement dans le sillon séparant les deux lobes cérébraux postérieurs, et s'élève verticalement vers l'épicranium, qu'il atteint vraisemblablement entre les deux adducteurs tergaux mandibulaires, en arrière des ocelles latéraux ; je n'ai jamais pu le suivre sur toute sa longueur. C'est aussi un nerf protocérébral, car son point de sortie du ganglion est très près des racines profondes des nerfs ocellaires, et situé dorsalement par rapport à elles.

4° De chaque corne latérale des lobes deutocérébraux se détache un gros nerf *d* qui pénètre dans l'antenne. C'est le *nerf antennaire* (*) ou *deutocérébral*. Il sera décrit en détail, ainsi que les suivants, dans le chapitre III (cf. Antenne).

5° De la base du nerf antennaire partent trois petits nerfs moteurs destinés aux muscles antennaires. Ils seront désignés sous

le nom classique de *nerfs accessoires* ; je les considère comme homologues des nerfs accessoires ou moteurs du scape des autres Ptérygotes.

6° Deux paires de nerfs assez forts (peut-être trois), naissent des

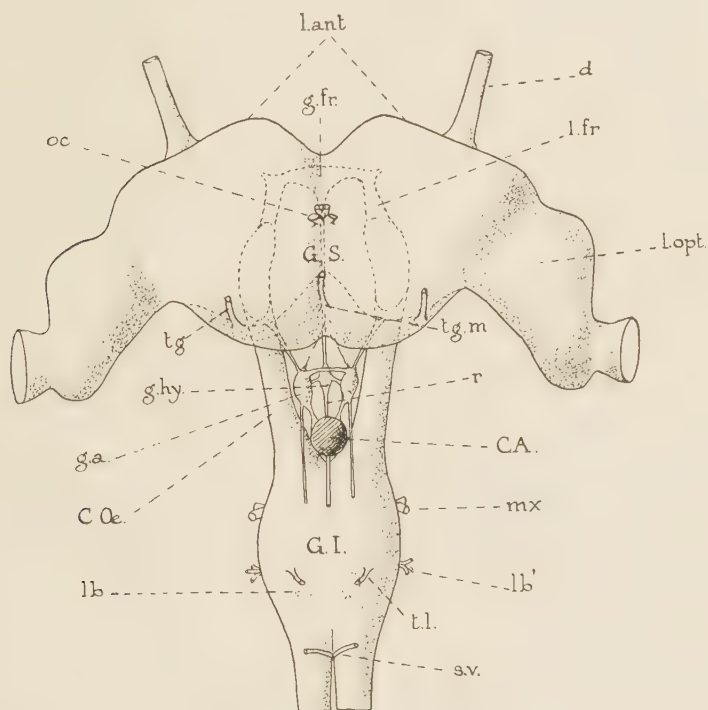


Fig. 14. — Vue dorsale des ganglions céphaliques de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution). — C. A. : corpus allatum ; C. œ. : commissure œsophagienne ; d : nerf deuto-cérébral ; g. a. : ganglions angéiens ; g. hy : ganglion hypocérébral ; G. I. : ganglion sous-œsophagien ; G. S. : ganglion cérébroïde ; l. ant. : lobes antennaires (ou deutocérébraux) ; lb. : nerf labial ; lb' : nerfs du sympathique labial ; l. opt. : lobe optique ; mx : nerf maxillaire ; t. l. : nerf tentorial labial ; oc : nerfs ocellaires ; r : nerf récurrent ; s. v. : sympathique ventral ; tg : nerf tégumentaire latéral ; tg. m. : nerf tégumentaire médian. — Les racines labro-frontales l. fr., le ganglion g. fr. et une partie du nerf récurrent représentés en pointillé, ainsi que l'insertion des *crura cerebri* sur le ganglion cérébroïde.

lobes postérieurs du ganglion et aboutissent aux ganglions angéiens (p. 53). Ce sont les *racines du sympathique postérieur* (*). RIBAGA (qui n'a vu qu'un nerf de chaque côté) n'a pas trouvé leurs relations avec ce sympathique ; il les fait aboutir directement aux

masses cellulaires énigmatiques flanquant l'œsophage dans la région collaire ; on verra plus loin (p. 57) qu'il a confondu des dispositions réellement distinctes, observées chez deux genres différents.

7° Très près de la sortie de chaque racine ventrale, un nerf se

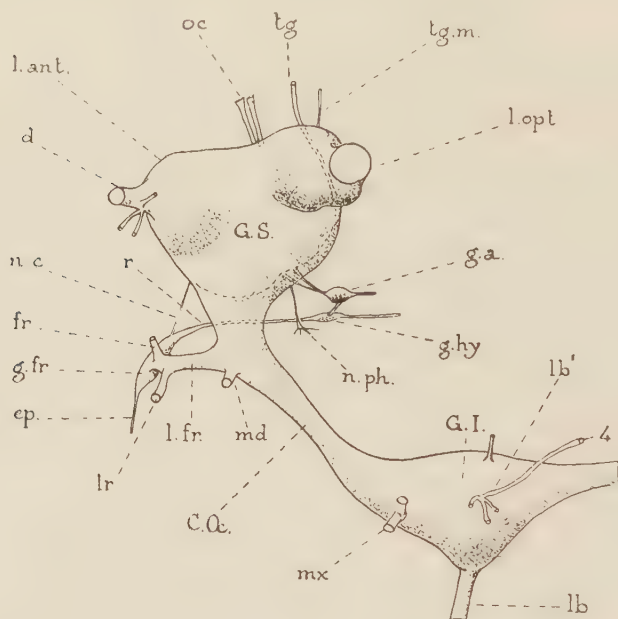


Fig. 15. — Vue latérale des ganglions céphaliques de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution, côté gauche). — *ep* : nerf épipharyngien médian ; *fr* : nerf frontal ; *lr* : nerf du labre ; *md* : nerf mandibulaire, *n. c.* : *nervus connectivus* ; *n. ph.* : nerf pharyngien postérieur. Autres notations comme figure 14.

détache du lobe tritocérébral postérieur et descend vers le pharynx ; il s'unit par une anastomose avec le nerf moteur des muscles H (qui vient du nerf récurrent, fig. 12) puis dessert la musculature pharyngienne circulaire et tentorio-ventrale, à l'exception du muscle ε . C'est le *nerf pharyngien postérieur* (*n.ph.*, fig. 15).

8° Enfin, la partie ventrale de la face antérieure du ganglion se prolonge vers l'avant par les deux *racines labro-frontales l.fr* (*), attribuées au tritocerebrum par les classiques, et à un métamère postérieur, dit superlingual, par DENIS chez les Collemboles.

III — Le collier œsophagien.

De la base des racines labro-frontales partent vers l'arrière et le bas deux connectifs puissants, assez longs, qui rattachent le ganglion cérébroïde au ganglion sous-œsophagien, en passant de part et d'autre du tube digestif : ce sont les *connectifs para-œsophagiens*, ou *crura cerebri*, formant le collier œsophagien.

1° De celui-ci partent les *nerfs mandibulaires md*, insérés par conséquent très en avant du ganglion sous-œsophagien, et dont les racines réelles paraissent également avoir subi un déplacement, car le collier est bordé, du côté interne, par une écorce contenant de place en place des amas de noyaux.

2° En arrière de l'origine des nerfs mandibulaires se détache la *commissure post-œsophagienne*, faisceau transversal de fibres qui établit un pont entre les branches du collier, postérieurement au pharynx. Cette commissure donne, dorsalement, un petit nerf moteur pour la paire de muscles la plus ventrale des dilatateurs ventraux du pharynx. Il est possible qu'elle envoie aussi, vers l'arrière, un filament très fin au ligament tentorio-hypopharyngien ; j'ai pu trouver celui-ci dans une série de coupes sagittales seulement, et il est peut-être prématuré de conclure à sa présence constante. On verra plus loin l'importance morphologique de ces formations nerveuses.

IV. — Le ganglion sous-œsophagien.

C'est une masse assez volumineuse, située en arrière de l'hypopharynx, sous le corpo-tentorium avec lequel elle a des rapports de contiguité par son périnèvre. Evasé dans sa région antérieure, il s'atténue progressivement vers l'arrière pour se continuer par les deux connectifs qui le relient au ganglion prothoracique. Ventralement, il présente une saillie prononcée, de laquelle se détachent les nerfs labiaux. Il pénètre dans le collum, mais l'étude approfondie de la région intéressée ne permet pas d'attribuer celle-ci au prothorax plutôt qu'au labium ; il est très possible qu'il s'agisse seulement d'une invagination de la membrane gulaire dans la région collaire, et il suffit de noter qu'il y a là une zone où la limite des deux segments est imprécise.

V. — Les nerfs du ganglion sous-œsophagien.

On a vu que les nerfs mandibulaires, qui appartiennent morphologiquement à ce ganglion, prennent naissance très loin en avant



Fig. 16. — Quatre coupes horizontales successives montrant les nerfs labiaux latéraux de *Stenopsocus stigmaticus* (la coupe A est la plus ventrale). — 1, 2, 3, 4 : nerfs labiaux latéraux; d : branche ainsi notée du nerf maxillaire; GI : ganglion sous-œsophagien; Lp 1. 2. 3. : muscles protracteurs de la lacinia; LV₁ : longitudinaux ventraux prothoraciques; l. d., l. v. : canaux vecteurs des glandes labiales dorsale et ventrale; MT : metentorium; mt : metentorina; o, p : deux muscles du labium; R : muscles tentorio-stipitaux; r : rétracteur de l'hypopharynx.

de celui-ci, à l'extrémité antérieure du collier. On voit donc seulement partir du ganglion :

1° La paire de *nerfs maxillaires* *mx* * : ceux-ci naissent latéro-ventralement, presque au niveau du point de départ des *crura cerebri*, chacun se divisant d'ailleurs immédiatement en deux branches (cf. ch. IV : maxilles).

2° La paire de *nerfs labiaux* *lb* *, dont l'origine a été indiquée plus haut.

3° Les nerfs du *sympathique labial* *lb'* : je désigne ainsi quatre paires de petits nerfs qui se détachent latéralement du ganglion, dans sa région caudale, les nerfs d'un même côté partant à peu près du même point. Leurs terminaisons sont très difficiles à déterminer, à cause du tassement des organes dans la région où elles se trouvent, et des déchirures fréquentes des coupes provoquées par le glissement du tentorium sous le rasoir. De très nombreuses observations m'ont permis cependant de préciser leur destinée (fig. 16) :

1. — L'un des nerfs, à direction nettement transversale, va au muscle rétracteur de l'hypopharynx *r* ; c'est le nerf moteur de ce muscle, et j'ai pu retrouver sa plaque motrice sur plusieurs séries de coupes (Les ♀ sont à ce point de vue plus favorables que les ♂).

2. — Un autre, plus fin, situé en avant ⁽¹⁾ du précédent, va au tégument labial, immédiatement en arrière de la metatentorina correspondante ; il s'y termine par une petite masse sphérique de cellules (ganglion sensoriel ?).

3. — Une troisième branche, bifurquée presque aussitôt (3, fig. A), également tégumentaire, ou destinée au canal de la glande labiale ventrale ?

4. — La dernière branche s'élève verticalement et s'applique bientôt contre la glande labiale ventrale. Chez beaucoup d'individus, sa confusion avec le canal de cette glande, ou avec les longitudinaux ventraux prothoraciques, est si précoce qu'on ne peut la suivre ; chez d'autres, par contre, elle ne rejoint la glande qu'au coude présenté par celle-ci à l'origine du canal salivaire. Chez *Elipsocus hyalinus*, l'observation est plus commode, car le nerf est nettement distinct sur toute sa longueur. Quoi qu'il en soit, cette branche est d'une importance particulière ; en effet, elle contourne le tégument labio-collaire en passant sous la glande labiale ventrale,

(1) Chez l'individu qui a servi pour l'exécution des figures, mais les positions relatives sont variables.

et devient la branche z du nerf prothoracique noté 1. Ainsi, des fibres d'origine céphalique peuvent passer directement dans le collum, sans emprunter le canal de la chaîne nerveuse ventrale.

La disposition paraît d'ailleurs varier suivant les genres. Chez *Laensia variegata*, où la glande séricigène (dorsale) fait totalement défaut, le nerf 4 pénètre directement dans le prothorax, sans remonter jusqu'au coude de la glande ventrale, et vient s'appliquer contre cette glande labiale unique, pour se prolonger ensuite par le nerf sympathique latéral. Comme, chez *Stenopsocus stigmaticus*, la branche x du nerf 1 prothoracique fournit une racine de ce nerf sympathique latéral, le résultat est en définitive le même ; l'itinéraire est seulement plus compliqué.

4° La paire de *nerfs tentoriaux labiaux* : ce sont deux petits nerfs (*l. l.*) qui se détachent de la face dorsale du ganglion sous-œsophagien, et aboutissent sur le bord postéro-ventral du corpotentorium, au point de départ des ligaments tentorio-collaires.

5° La paire de *nerfs du sympathique de Leydig*. — Il s'agit de deux petits nerfs (*sv*), à racine impaire commune, laquelle se détache de la partie tout à fait postérieure du ganglion sous-œsophagien, entre les deux connectifs reliant ce dernier au ganglion prothoracique. Cette racine s'élève d'abord verticalement, puis se divise en deux branches divergentes, qui, pénétrant dans le tissu adipeux, deviennent très difficiles à suivre. Chacune d'elles s'applique d'ailleurs bientôt contre le muscle coxo-collaire noté X, qu'elle paraît desservir, encore que je ne puisse l'affirmer avec certitude ; en fait, à partir du moment où elle rejoint ce muscle, il devient impossible de la retrouver ; il serait intéressant de préciser la destinée de ces nerfs, qui, chez les autres Insectes, forment le sympathique ventral.

*
* *

La description des formations rapportées à un sympathique labial permettra de comprendre la critique des données de RIBAGA. Cet auteur donne en effet du système nerveux de la nymphe de *Trichopsocus dalii* une figure d'ensemble qui ne répond pas à la réalité (pl. IV, fig. 25). Il montre trois paires de nerfs se détachant *latéralement* du ganglion sous-œsophagien, et son texte (p. 169) indique qu'il interprète la première paire comme mandibulaire (avec un

doute), et les deux dernières comme les paires maxillaire et labiale. Or, outre que cette interprétation n'est pas d'accord avec les faits décrits ci-dessus, et qui sont aisément vérifiables, il n'est pas possible d'observer, en vue dorsale, la disposition représentée. Aussi, l'idée vient-elle à l'esprit que les nerfs figurés doivent comprendre quelques rameaux du sympathique labial, que RIBAGA aurait vus sans reconnaître leur valeur.

VI. — Le sympathique dorsal.

Il reste à décrire le sympathique dorsal. Cette formation nerveuse, connue également sous le nom de stomato-gastrique, comprend : le *ganglion frontal et ses annexes*, le nerf récurrent avec le *ganglion hypocérébral* et ses dépendances, enfin le *sympathique postérieur* avec les *ganglions angéiens*. A ce sympathique postérieur s'associent généralement des formations énigmatiques connues sous le nom de *corpora allata*.

I. — **Le ganglion frontal et ses annexes** (fig. 17 et 18). — Relié à la face antérieure du tritocerebrum par les racines labro-frontales, décrites précédemment, le ganglion frontal est une petite masse ganglionnaire fusiforme, appliquée sur la paroi antérieure (donc dorsale) du pharynx, un peu au-dessus de l'ouverture stomodéale.

Un certain nombre de nerfs partent de ce ganglion :

1° Médialement, et de son bord antérieur (ventral si l'on considère l'insecte dans sa position habituelle), un nerf impair *ep*, à racine un peu élargie, qui suit l'hypoderme épipharyngien, se renfle en un petit ganglion étoilé *g. cl.*, à quelques noyaux seulement, que je nommerai *ganglion clypéal* pour éviter une confusion avec les ganglions épipharyngiens des Collembolés (DENIS, 1927), qui sont tout à fait différents ; le nerf sera nommé *nerf épipharyngien*. Du ganglion clypéal partent deux paires de nerfs, qui vont aux muscles clypéo-épipharyngiens médians notés A' (voir Ch. II : musculature stomodéale), dont ils sont les nerfs moteurs. Distalement, une autre paire établit une anastomose *an* avec les nerfs du labre *lr* par l'intermédiaire d'une paire de petites masses d'aspect ganglionnaire. Enfin, le ganglion clypéal est continué vers l'avant par un nerf qui pénètre dans le labre, s'y bifurque et dessert les

deux dépresseurs épipharyngiens notés *c*. RIBAGA a bien vu cette dernière innervation, mais aucun des autres nerfs, ni le ganglion clypéal ⁽¹⁾; en outre, il déclare, inexactement, que le nerf médian est dédoublé sur toute sa longueur chez *Trichopsocus* (p. 168). La figure 21 démontre cette erreur.

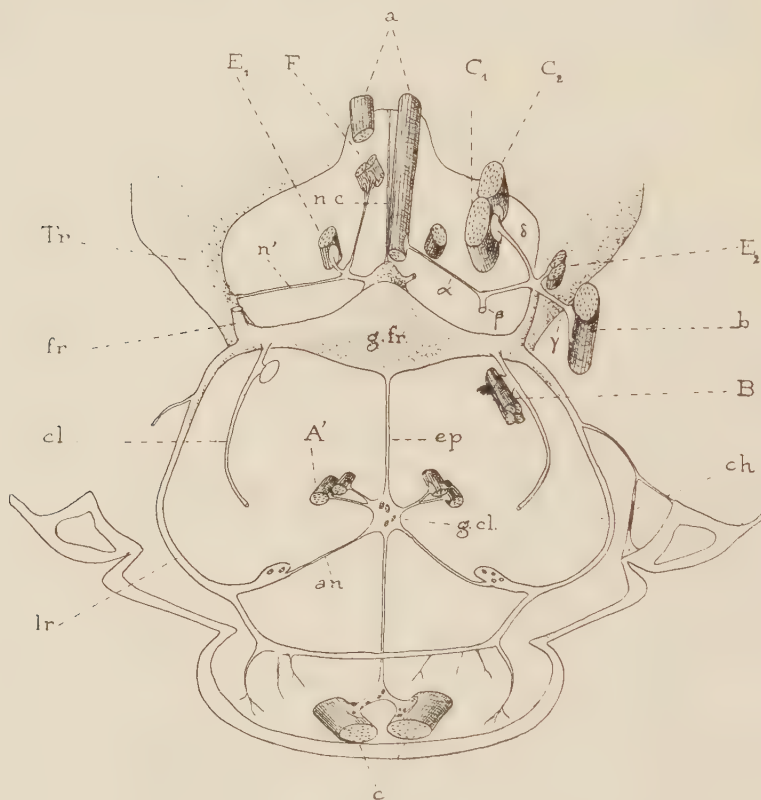


Fig. 17. — Ganglion frontal et ses nerfs, vus de face, avec les muscles desservis (reconstitution). — *a* : muscle fronto-labral médian; *A'* : petits clypéo-épipharyngiens; *b* : fronto-labral latéral; *B* : clypéo-pharyngiens; *c* : labro-épipharyngiens; *C*₁, *C*₂ : fronto-pharyngiens latéraux; *cl* : nerf clypéal; *E*₁ : épistomo-pharyngiens internes; *E*₂ : épistomo-pharyngiens externes; *ep* : nerf épipharyngien; *F* : fronto-pharyngiens médians; *fr* : nerf frontal; *α, β, γ, δ, ε* : ses branches; *g. cl.* : ganglion clypéal (*an* : anastomose entre ce ganglion et le nerf du labre); *g. fr.* : ganglion frontal; *lr* : nerf du labre; *n. c.* : *nervus connectivus*; *n'* : liaison entre le nerf récurrent et le lobe tritocérébral du ganglion cérébroïde *Tr.*

⁽¹⁾ Celui-ci est d'ailleurs moins bien formé chez *Trichopsocus*; il est à peine reconnaissable chez *Elipsocus* et n'existe pas chez *Lænsia*.

2° De chaque corne latérale du ganglion partent trois troncs nerveux : le *nerf du labre*, exclusivement tégumentaire, et deux nerfs moteurs : le *nerf clypéal latéral*, et le *nerf frontal latéral*.

a) *Nerf clypéal latéral (cl)* : ainsi nommé parce qu'il dessert seulement des muscles insérés sur le post-clypeus, il se dirige dès

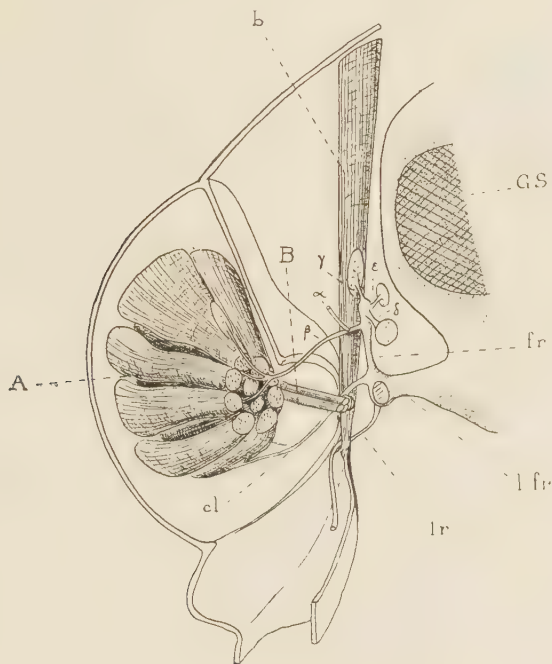


Fig. 18. — Vue latérale de la racine labro-frontale droite, avec les nerfs qui s'en détachent. — α : branche motrice du muscle fronto-labral médian a ; β : branche motrice des faisceaux dorsaux du grand clypéo-épiphyngien A ; γ : celle du fronto-labral latéral b ; δ : celle des fronto-pharyngiens latéraux C_1 et C_2 ; ϵ : celle des épistomo-pharyngiens externes E_2 ; cl : nerf clypéal, desservant les muscles clypéo-pharyngiens B et les faisceaux ventraux de A ; fr : nerf frontal ; $G S$: ganglion cérébroïde ; $l. fr$: racine labro-frontale.

sa naissance vers le bas, l'extérieur et l'avant, donnant immédiatement une plaque motrice pour les muscles clypéo-pharyngiens latéraux (notés B) ; il suit alors ces muscles sur leur face externe, et les croise pour pénétrer entre les faisceaux ventraux du grand muscle clypéo-épiphyngien A où il se ramifie en donnant des plaques motrices.

b) *Nerf frontal latéral (fr)* : c'est, à l'origine, un tronc nerveux qui s'élève d'abord verticalement sur une courte distance, et se renfle en une masse d'aspect ganglionnaire — on y trouve quelques noyaux — d'où partent cinq nerfs moteurs.

1) Le nerf du rétracteur médian du labre *a* (noté α) : filament très grêle dirigé transversalement vers le plan sagittal.

2) Le nerf moteur des faisceaux musculaires dorsaux du grand clypéo-épiphyngien A (noté β) : confondu à l'origine avec le précédent, il s'en sépare pour passer sous l'endophragme épistomal, et pénètre aussitôt dans le muscle où il se ramifie.

3) Le nerf moteur du fléchisseur latéral du labre *b* (noté γ) : très court, mais dont la plaque motrice est très développée ; il se dirige transversalement vers l'extérieur.

4) Le nerf moteur des muscles fronto-pharyngiens C_1 et C_2 , s'appliquant sur la face externe de ces muscles après une bifurcation (noté δ).

5) Le nerf moteur des épistomo-pharyngiens externes E_2 , extrêmement court, ces muscles passant tout à fait contre le petit ganglion dont il naît (noté ϵ).

c) *Nerf du labre (lr)*. — La plupart des auteurs le considèrent comme le nerf tritocérébral. Dans certains cas, il est en effet entièrement distinct des racines du ganglion frontal (JANET, 1905). Mais à cause de ses relations avec les formations précédentes, qui, d'ailleurs, peuvent être rattachées elles aussi au domaine trito-cérébral s. l., j'ai jugé utile de ne pas séparer son étude de celle du sympathique frontal.

Chez *Stenopsocus*, il se détache nettement des racines labro-frontales, un peu avant les nerfs des cornes latérales du ganglion frontal. Il se dirige aussitôt vers l'extérieur et l'avant, contourne extérieurement le fléchisseur latéral du labre *b*, repassant sur la face antérieure de ce muscle très près de son point d'insertion distale ; à aucun moment, il n'y a contact intime entre nerf et muscle. Auparavant, il a détaché une courte ramification qui se divise elle-même en deux branches : l'une, externe, très délicate, se rend à l'hypoderme du bord interne de la pretentorina ; l'autre donne un organe chordotonal qui aboutit à l'articulation complexe labro-mandibulo-épistomale (fig. 9). Ce fait permet d'attribuer au métamère trito-cérébral la racine antérieure du tentorium.

Après avoir franchi le muscle *b*, le nerf s'incurve, se dirige vers

le plan sagittal et s'applique contre le tégument de l'ante-clypeus ; il se termine là par un petit ganglion qui, on l'a vu plus haut, est relié au ganglion clypéal par une anastomose. Ce n'est pas tout :

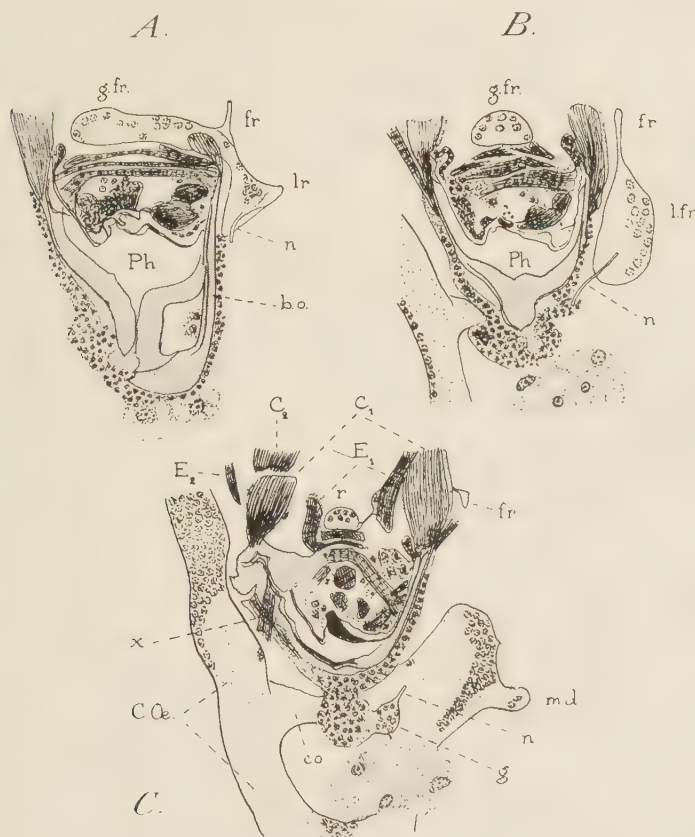


Fig. 19. — Coupes horizontales consécutives montrant l'innervation du tégument stomodéal postérieur au niveau de la bouche (la coupe A est la plus ventrale). *b. o.* : branche orale de l'hypopharynx ; *c. o.* : commissure œsophagienne ; *c. æ.* : connectif para-œsophagien ; *fr.* : nerf frontal ; *g. fr.* : ganglion frontal ; *l. fr.* : racine labro-frontale ; *lr.* : racine du nerf labral ; *md.* : racine du nerf mandibulaire ; *n.* : le nerf tégumentaire desservant le ganglion *g* ; *Ph* : pharynx ; *r* : nerf récurrent. *C₁*, *C₂*, *E₁*, *x* : muscles pharyngiens ainsi notés.

une branche externe pénètre dans le labre dont elle longe, latéralement, la paroi antérieure, desservant les organes épipharyngiens décrits dans la 5^e partie de ce travail. Enfin, le long du pli d'arti-

culation clypéo-labral, une anastomose, émettant des rameaux à l'intérieur du labre, réunit en outre les deux branches latérales (fig. 17).

L'ensemble réalise ainsi un arc double assurant l'innervation tégumentaire de l'ante-clypeus, du labre et de l'épipharynx ; il ne dessert aucun muscle. Si on l'attribue au domaine tritocérébral, on est amené à considérer le labre, l'ante-clypeus, et probablement aussi le post-clypeus, comme appartenant au même domaine. Remarquons que les classiques regardent ces formations comme acronales.

Avant de quitter le ganglion frontal, il faut encore signaler quelques nerfs, dont certains, malgré leurs faibles dimensions, présentent un intérêt morphologique.

1° Il y a un petit nerf moteur impair, qui se détache médialement de la face antérieure du ganglion, et dessert le faisceau transversal des muscles constricteurs antérieurs de la bouche ; il n'a pas d'importance particulière.

2° De chaque corne labro-frontale, au niveau de la racine du nerf du labre, de laquelle il paraît se détacher, un nerf très grêle, longeant la face ventrale de la racine labro-frontale correspondante, se dirige vers l'arrière et vient se terminer contre la paroi postérieure de la bouche ; il aboutit à une petite masse de cellules qui a tout à fait l'apparence d'un ganglion nerveux à noyaux très serrés, et qui, en tous cas, se distingue de l'hypoderme sous-jacent par cette condensation des noyaux et leur groupement en amas sphéroïdal (fig. 19). Nul doute qu'il s'agisse là de l'innervation du tégument postérieur de l'orifice stomodéal, et la région intéressée se trouve immédiatement en arrière de la commissure post-œsophagienne, et en avant du sclérite hypopharyngien médian que d'autres considérations conduisent à attribuer au domaine mandibulaire. Or, les nerfs en question, soit qu'ils dépendent du ganglion frontal, soit, comme c'est plus probable, qu'ils se détachent de la racine du nerf du labre (voir fig. 19 A), ont une origine tritocérébrale. Il y a donc, en avant de ce domaine mandibulaire, une portion du tégument postoral qu'il faut attribuer au métamère tritocérébral ; autrement dit, l'hypopharynx de *Stenopsoeus* possède antérieurement une région, d'ailleurs très réduite, qui repré-

sente le sternite tritocérébral ⁽¹⁾ resté en arrière de l'ouverture stomodéale.

Une telle innervation de la paroi postérieure de la région orale du pharynx par des ganglions desservis par le nerf du labre a été décrite et figurée par JANET chez *Myrmica rubra*. HAMMAR représente quelque chose d'analogue (sans ganglion) chez la larve de *Corydalus*. Il y a donc là un caractère qui est peut-être commun à beaucoup de Ptérygotes; il montre les rapports étroits de l'orifice stomodéal avec le domaine tritocérébral.

3° Enfin, de la face dorsale du ganglion frontal, et dans le plan sagittal, un filet nerveux très fin part de la racine du nerf récurrent pour rejoindre le bord antérieur ventral du ganglion cérébroïde, dans le sillon médian (fig. 20); cela laisse supposer que la région d'insertion sur ce ganglion correspond au trito, ou peut-être au deutocerebrum; mais il est peu probable qu'on puisse l'attribuer au protocerebrum. Quoi qu'il en soit, il s'agit certainement de l'homologue du *nervus connectivus* connu chez les Collemboles (DENIS, 1927), les Odonates (BALDUS, 1924), les Termites (HOLMGREN, 1909) et que HAMMAR figure chez la larve de *Corydalus* (pl. VII, fig. 7, i). Il s'agit, vraisemblablement, d'un nerf dont la présence chez les Insectes doit être plus fréquente qu'on le pense, et qui, par suite, peut avoir une signification morphologique ⁽²⁾.

II. — **Le nerf récurrent**. — Il prolonge vers l'arrière le gan-

⁽¹⁾ Il est évident que, si l'on peut étendre aux Ptérygotes les conclusions de DENIS relatives à l'existence d'un métamère superlingual, c'est de sternite superlingual qu'il faudrait parler.

⁽²⁾ Les données du présent travail sur le sympathique frontal diffèrent sensiblement de celles de RIBAGA. Cet auteur a bien vu la plupart des nerfs décrits ici, mais ne les a pas suivis, ce qui l'a conduit à désigner deux fois de façon différente le même rameau, ou à attribuer une même racine à deux nerfs entièrement distincts. J'ai déjà signalé (1933) que son nerf β (fig. 23, pl. III) n'est autre que le nerf mandibulaire, alors qu'il le considère comme un nerf du sympathique frontal; des deux branches de son nerf α (même fig.) l'inférieure est le *nerf du labre*, qui est autonome, alors que la supérieure est la branche β , d'ailleurs correctement représentée, de mon *nerf fronto-latéral*. D'autre part, s'il a indiqué que son nerf a (fig. 24, pl. III), pénètre dans la masse du grand clypéo-épipharyngien (A du présent travail), il n'a pas trouvé qu'il innerve auparavant les clypéo-pharyngiens B, et il fait desservir ceux-ci par son nerf c ; or c'est impossible, car celui-ci ne peut être que le nerf du labre, exclusivement sensoriel, c'est-à-dire la branche ventrale, déjà citée, de son nerf α (fig. 23). Enfin, le nerf b de la fig. 24, qu'il n'a pu suivre, dit-il, est précisément la racine du *nerf frontal latéral*, dont il a trouvé les rameaux que j'ai notés β et δ , à l'exclusion des autres.

glion frontal, en longeant la face dorsale du tube digestif. De son origine dilatée se détache dorsalement le *nervus connectivus* déjà cité.

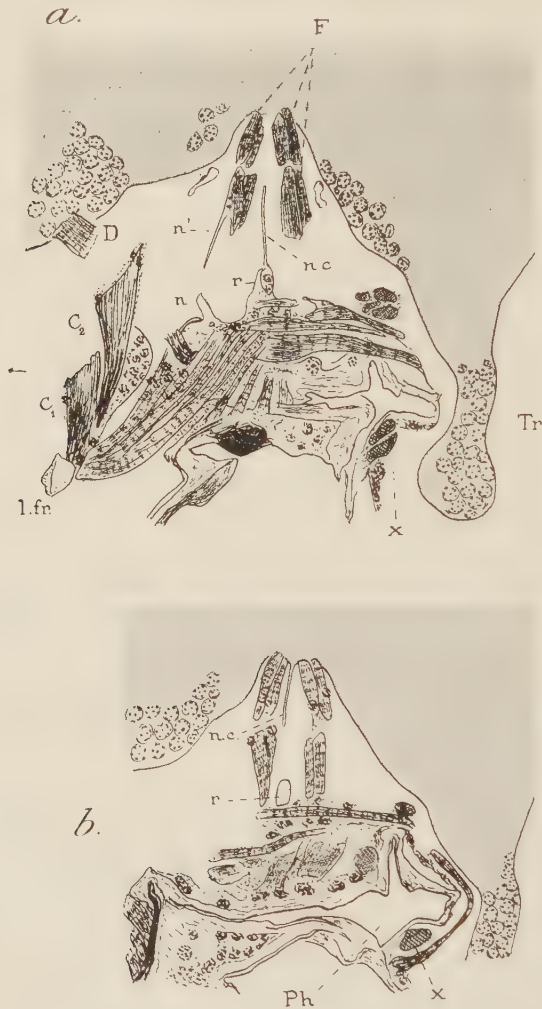


Fig. 20. — Portion de deux coupes transversales consécutives de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* (un peu obliques) montrant le *nervus connectivus* *n. c.* et les muscles propres de la région antérieure du pharynx (coupe *a* antérieure). — *C*₁, *C*₂, *D*, *x* : muscles stomodéaux ainsi notés; *l. fr.* : coupe de la racine labro-frontale droite; *n* : racine du nerf desservant les muscles *E*₁, *F* (branche *n'*) et reliant le nerf récurrent au lobe tritocérébral; *Ph* : pharynx; *r* : nerf récurrent; *Tr* : lobe tritocérébral gauche du ganglion cérébroïde.

Un peu après celui-ci part une paire de nerfs moteurs, à racine assez forte (fig. 20 *a*, *n*); chaque nerf se bifurque très tôt en envoyant un court rameau au muscle fronto-pharyngien interne *E*₁, et un autre plus long et plus fin aux muscles fronto-pharyngiens médians *F*. Enfin, un prolongement de ce nerf rejoint le ganglion cérébroïde dans la région tritocérébrale (*n'*, fig. 17) après avoir desservi des muscles circulaires du pharynx. Si l'on en juge d'après la figure 21, la même disposition se rencontre chez *Trichopsocus dalii*. Donc, en plus du *nervus connectivus*, une paire de



Fig. 21. — Portion de coupe transversale de la tête de *Trichopsocus dalii* au niveau du ganglion frontal *g. fr.*, montrant les relations de celui-ci, avec les lobes tritocérébraux du ganglion cérébroïde, par les nerfs latéraux *n*, qui desservent les muscles *F* et *E*₁. Pour les muscles et les nerfs, mêmes notations que pour *Stenopsocus*; remarquer deux petits muscles fronto-pharyngiens, non notés, qui n'existent pas chez *Stenopsocus*.

nerfs, issus du nerf récurrent, établissent une liaison entre le sympathique dorsal et le ganglion supra-œsophagien.

Arrivé au niveau de la face postérieure du ganglion, le nerf récurrent détache une paire de nerfs destinés aux muscles pharyngiens postérieurs dorsaux *H* (fig. 12); j'ai déjà signalé l'anastomose qui unit chacun de ces nerfs au nerf pharyngien postérieur; c'est encore une liaison de plus entre le sympathique dorsal et le ganglion cérébroïde.

Enfin, un peu plus loin vers l'arrière, le nerf récurrent se renfle en un ganglion peu développé, le *ganglion hypocérébral* *, ou *œso-phagien*. Celui-ci, qui ne renferme que quelques noyaux, est relié

par une commissure à chacun des ganglions angéiens, dont il va être question.

Après le ganglion hypocérébral, le nerf récurrent se poursuit le long de la face dorsale du tube digestif, toujours sous forme d'un simple cordon aplati ; j'ai pu le suivre ainsi jusqu'au début de l'intestin moyen, à la limite thoraco-abdominale. Il est probable qu'il donne sur l'intestin moyen un (ou plusieurs) ganglions splanchniques, mais il m'a été impossible de le vérifier.

III. — **Le sympathique pair.** — a) *Les racines.* — Cette partie du stomato-gastrique prend naissance, sur la face postérieure du ganglion cérébroïde, par plusieurs paires de racines. Si l'on suit des coupes horizontales sériées, on trouve, en partant des plus ventrales, une première paire de nerfs qui naissent de la région ventrale des lobes postérieurs, c'est-à-dire, soit du trito, soit du deutocerebrum (plutôt de ce dernier) ; cette origine est dorsale par rapport à celle des nerfs pharyngiens postérieurs, avec laquelle elle n'est pas confondue. Les deux nerfs, bien développés, se dirigent vers l'arrière et convergent d'ailleurs aussitôt vers le plan sagittal en se rapprochant du tube digestif, et se renflent chacun en un ganglion assez volumineux : le *ganglion angéien* de BLANCHARD (= *g. pharyngien* de HEYMONS). Puis, on trouve une nouvelle paire de racines insérées plus dorsalement et plus latéralement sur les lobes postérieurs du ganglion cérébroïde, et fusionnant avec les précédentes en avant des ganglions angéiens ; la racine droite de cette paire est représentée fig. 23 A. Enfin, les ganglions angéiens sont reliés au sillon médian qui sépare les lobes postérieurs par deux petits cordons qui ont l'aspect de nerfs, mais qui sont réunis, dorsalement, par une lame transverse d'apparence anhiste et non fibrillaire ; l'assimilation de ces cordons à de véritables racines est donc risquée ; elle n'est pas absurde, la lame anhiste étant probablement une dépendance de l'aorte céphalique appliquée sur le sympathique postérieur.

En résumé, les ganglions angéiens sont reliés au ganglion cérébroïde par plusieurs paires de racines : deux sûrement, et peut-être trois. Par son origine, la paire la plus ventrale est probablement deutocérébrale (ou tritocérébrale) ; la paire dorsale latérale, qui s'insère très près des lobes optiques, est certainement protocérébrale ; si la paire de liaisons médio-dorsales est bien de nature nerveuse, elle est vraisemblablement aussi protocérébrale. Cette

disposition rappelle celle qu'a décrite DENIS chez les Collemboles.

b) *Les ganglions angéiens*. — Ils sont assez volumineux (fig. 14 et 23). Dorsalement, ils sont réunis par une lame fibreuse *lf* qui paraît bien être une commissure nerveuse (fig. 22 A), et sur laquelle repose la paroi ventrale de l'extrémité de l'aorte céphalique ; ils sont rattachés d'autre part, comme on l'a vu, au ganglion hypocérébral par une paire de commissures *c*. En arrière, ils envoient un nerf au *corpus allatum* ; ils se continuent d'autre part chacun par un nerf qui est en contact, au début du collum, avec les cellules considérées comme néphrocytes, puis se poursuit parallèlement au tube digestif jusqu'au coude antérieur du canal des glandes labiales dorsales ; là, il s'applique contre le canal et l'on ne peut plus le suivre, mais il est probable qu'il contribue à former le nerf sympathique dorsal qu'on retrouve, dans le prothorax, accolé à la glande dorsale.

En gros, la disposition observée chez *Stenopsocus* est tout à fait classique ; elle appartient au type blattide (PAWLOWA, 1895 *b*). Mais ici, on trouve plusieurs paires de racines. Or, l'attribution du sympathique postérieur dorsal à un métamère déterminé a toujours soulevé des difficultés, à cause de la diversité des solutions proposées. L'opinion classique tend à le considérer comme ayant une origine deutocérébrale (IMMS 1925, après VIALLANES et JANET) ; d'autres auteurs le tiennent pour proto, d'autres pour tritocérébral (cf. DENIS 1927, pp. 248 et seq.). On peut se demander si cette diversité d'opinions ne provient pas, soit de la coalescence des racines d'un même côté, empêchant de reconnaître leur origine exacte, soit de l'absence de l'une de ces racines ; cette dernière hypothèse expliquerait mieux que, chez certains Insectes, le sympathique postérieur paraisse se détacher du trito, chez d'autres du deuto ou du protocerebrum. A ce point de vue, le cas de *Stenopsocus* serait doublement intéressant : il montrerait, avec au moins deux métamères, des relations qui seraient précisément les mêmes que celles qu'on trouve chez les Collemboles. Remarquons toutefois que les recherches d'HEYMONS, confirmées par celles de GRABER, VIALLANES et WHEELER (cf. SNODGRASS 1928) établissent que le sympathique pair naît d'évaginations de la paroi dorsale du stomodeum, et que les relations contractées avec le système nerveux central sont secondaires. La question perd ainsi de son importance.

Constatons enfin, pour en terminer avec cette question, l'absence de relations directes avec le ganglion sous-œsophagien.

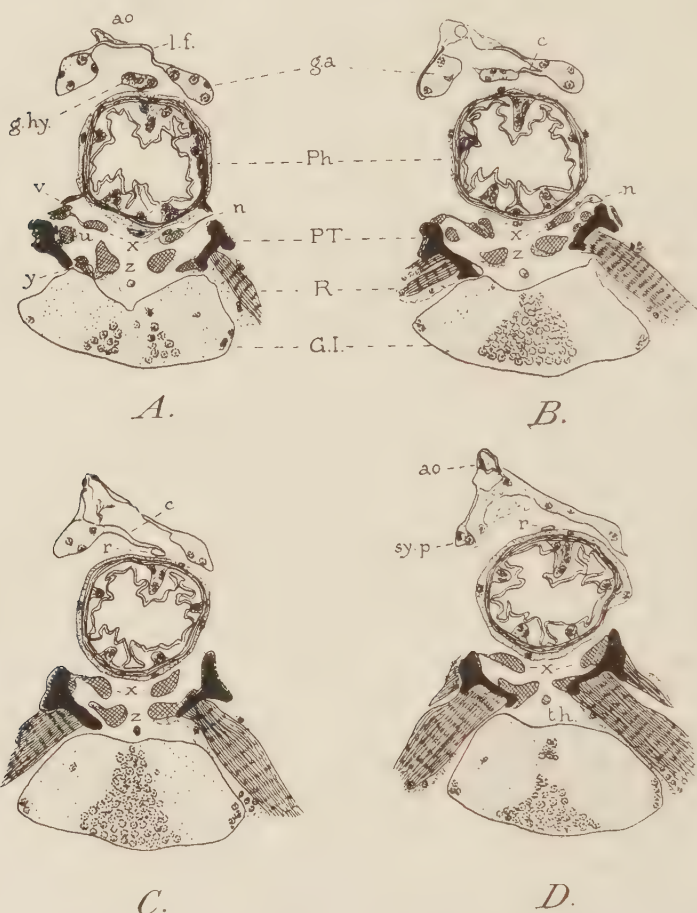


Fig. 22. — Quatre coupes transversales consécutives dans la région pharyngienne de *Stenopsocus stigmaticus*, en arrière du ganglion cérébroïde (coupe A antérieure), montrant en particulier le sympathique dorsal-pair. *ao* : aorte ; *c* : commissures entre le ganglion hypocérébral et les ganglions angéiens ; *g. a.* : ganglions angéiens ; *g. hy.* : ganglion hypocérébral ; *G. l.* : ganglion sous-œsophagien ; *l. f.* : lame fibreuse qui unit antérieurement les ganglions angéiens ; *Ph* : pharynx ; *Pl* : prétentorium ; *r* : nerf récurrent ; *R* : muscles tentorio-stipitiaux ; *sy. p.* : nerf du sympathique pair ; *th* : ligament tentorio-hypopharyngien ; *z, x, y, u, v* : muscles tentorio-pharyngiens et oraux (remarquer sur les coupes A et B l'innervation du groupe *x, y, u, v* par le nerf pharyngien postérieur *n*).

IV. — *Le corpus allatum et les corpora incerta.*

a) *Corpus allatum* (fig. 14, 23 A et 37, CA). — Aux éléments du sympathique postérieur décrits précédemment, et dont la signification est évidente, viennent s'ajouter des formations encore énigmatiques chez les Insectes, malgré les travaux dont elles ont été l'objet.

Tout d'abord, immédiatement en arrière des ganglions angéiens, et légèrement au-dessus, on observe une masse sphérique de cellules fortement tassées les unes contre les autres. Cette masse, logée entre le tube digestif et l'aorte céphalique, fait d'abord songer à un ganglion nerveux impair, mais un examen approfondi ne permet pas de maintenir cette interprétation. En premier lieu, on n'en voit point partir de nerfs, encore qu'elle soit en relation avec les ganglions angéiens par sa face antérieure. En outre, si ses noyaux ont à peu près la même taille que ceux des centres nerveux, et se colorent sensiblement de la même manière, ses cellules possèdent un cytoplasme bien développé, contrairement à ce qu'on observe pour les cellules nerveuses ; avec la triple coloration de Prenant utilisée, ce cytoplasme fixe énergiquement l'hémalum, même après une régression très poussée à l'alcool chlorhydrique, et cela indique une grande abondance d'inclusions. Enfin, on observe une tendance à une stratification concentrique, peu nette d'ailleurs, indiquée surtout par l'éirement des noyaux suivant des calottes sphériques ; de plus, certaines zones se colorent en vert brillant par le vert lumière, et la teinte obtenue est identique à celle que prend la chitine molle avec le même colorant ; elle n'a en tous cas aucune ressemblance avec celle que donne le vert lumière au cytoplasme nerveux de la substance ponctuée, ni au cytoplasme des autres cellules.

Il ne s'agit donc pas d'un ganglion nerveux, mais bien d'un *corpus allatum* impair. Il faut noter que cette imparité avait été seulement signalée, jusqu'à présent, chez les Hémiptères ⁽¹⁾ (NABERT, 1913) : Lygæidæ, Hydrometridæ, Cicadellidæ, Aphidæ ; c'est donc un caractère anatomique commun aux Psoques et à certains Rhynchotes, mais peut-être n'est-ce là qu'une coïncidence ? Cependant, si l'on rapproche cette concordance de l'homologie de structure des laciniae maxillaires dans les deux groupes, cela peut renforcer l'opinion des auteurs qui croient à la parenté de ceux-ci.

(¹) Mise à part l'existence très douteuse d'un *corpus allatum* chez le Collembole *Tomocerus* (cf. DENIS, p. 178).

Quant à l'interprétation de l'organe en question, il faut avouer qu'elle reste à faire. L'étude purement morphologique de NABERT, si approfondie soit-elle, n'a apporté qu'une solution incomplète. Avec cet auteur, on doit admettre, après HEYMONS et bien d'autres, que les *corpora allata* des Insectes ne sont pas de nature nerveuse ; mais la présence d'inclusions, de vacuoles, de grains de sécrétions problématiques ou de grains de chromatine dans le cytoplasme de leurs cellules ne suffit pas pour établir leur nature de glandes à



Fig. 23. — Deux coupes horizontales consécutives de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* au niveau du sympathique pair (coupe A la plus ventrale). C. A. : corpus allatum ; C. I. : corpora incerta (néphrocytes) ; g. a. : ganglions angéiens ; G. S. : ganglion cérébroïde ; g. hy : ganglion hypocérébral ; H : muscles dorso-pharyngiens postérieurs ; l. a : lacinia maxillaire ; L. V. : glande labiale ventrale ; l. v. : son canal vecteur ; l. d. : celui de la glande labiale dorsale ; l. op. : lobe optique droit du ganglion cérébroïde ; M : muscle tergo-mandibulaire ; N : muscle pleuro-mandibulaire ; ø : œsophage ; r : muscle rétracteur de l'hypopharynx ; 1 : racine latéro-dorsale du ganglion angéien droit ; 2 : racines médio-dorsales ; 3 : nerf sympathique postérieur.

sécrétion interne. Tant qu'une expérimentation précise, dont on conçoit difficilement la mise en œuvre chez les Insectes, n'aura pas donné de résultats positifs, on sera réduit aux hypothèses. C'est là un exemple de l'insuffisance de la morphologie pure.

Cependant, il n'est pas inutile d'appeler l'attention sur une série de faits auxquels NABERT ne paraît pas avoir attaché l'importance qu'ils méritent, encore qu'il les ait rapportés. HEYMONS (1895-1897) étudiant le développement des *corpora allata* chez plusieurs espèces et en particulier chez *Bacillus rossi*, les a vus se former à

partir d'invaginations de l'ectoderme des sternites mandibulaire et maxillaire (principalement mandibulaire); or, le même auteur trouva dans les corpora allata de la dernière espèce des sphères concentriques qu'il décrivit comme formations chitineuses; je rappelle que, chez les différentes espèces de Psoques que j'ai étudiées, j'ai presque toujours trouvé, entre les couches de cellules du *corpus allatum*, des plages prenant la coloration caractéristique de la chitine par le vert lumière; cela ne signifie pas, *a priori*, que d'autres inclusions ne puissent se colorer de la même manière, encore que je ne l'aie jamais observé; mais, à cause de leur origine ectodermique, il n'est pas impossible que les *corpora allata* ne soient autre chose que des reliques de matériel sternal mandibulaire, sans signification physiologique spéciale. Cela reste à démontrer.

b) *Corpora incerta* (?). — Le nerf qui continue postérieurement chaque ganglion angéien s'applique, on l'a vu précédemment, contre une masse de cellules assez irrégulière, parfois grossièrement sphérique, parfois allongée, placée généralement contre le tube digestif au niveau du foramen occipital, ou un peu en arrière (*C. I.*, fig. 23). J'ai d'abord cru (BADONNEL, 1933) qu'il s'agissait de ce que RIBAGA décrit chez *Trichopsocus* sous le nom de cellules adipeuses, l'indiquant comme terminaison du nerf du sympathique pair, ce qui est d'ailleurs inexact. Mais l'examen de coupes de *Trichopsocus* m'a montré depuis que de telles formations n'existent pas chez cette espèce, où l'on trouve seulement le *corpus allatum*, associé à un sympathique postérieur peu développé, et par suite difficile à découvrir ⁽¹⁾.

Chez *Stenopsocus*, l'ensemble paraît entouré par une mince membrane anhiste. Les cellules sont de grande taille, et l'on trouve parfois deux noyaux dans une même cellule; ces noyaux ne sont d'ailleurs pas identiques à ceux des cellules hypodermiques ou nerveuses: plus volumineux, ils contiennent de nombreux grains de chromatine régulièrement distribués, et n'ont pas de nucléole éosinophile. Le cytoplasme ne retient pas l'hémalun; il est plus dense à la périphérie, et apparaît souvent creusé, en profondeur,

(¹) En réalité, RIBAGA représente (Pl. III, fig. 23) une coupe sagittale de la tête de *Graphopsocus cruciatus* L., espèce très voisine de *Stenopsocus stigmaticus*, et le groupe de cellules *gr* qu'il figure est certainement celui dont il est question actuellement chez *Stenopsocus*. L'erreur de RIBAGA fut d'assimiler le corpus allatum de *Trichopsocus* à ce groupe de cellules.

de vacuoles d'où les liquides de fixation et de lavage ont enlevé toute trace d'inclusions ; ce qui reste entre les vacuoles se colore assez faiblement par le vert lumière, en prenant la teinte du cytoplasme de cellules banales. L'aspect est tout à fait différent de celui du tissu adipeux, qui remplit par ailleurs les interstices entre les différents organes du corps ; par la coloration et la condensation du cytoplasme périphérique, il rappelle par contre exactement celui des amas cellulaires qu'on trouve vers l'extrémité apicale de l'abdomen, du côté dorsal ; enfin, il fait penser, surtout par ses cellules binucléées, aux néphrocytes (ou cellules péricardiques) des autres Insectes.

Or, chez *Ectopsocus Briggsi* Mc. Lach., on retrouve des formations correspondant, par leurs caractères cytologiques, à celles dont il est question ici. Mais leur position n'est pas identique : elles sont placées beaucoup plus dorsalement, au-dessus de l'aorte céphalique, et n'ont aucun rapport de contiguité, ni avec le tube digestif, ni avec le sympathique pair. De plus, les masses cellulaires abdominales équivalentes sont disposées régulièrement de part et d'autre du vaisseau dorsal ; leur structure et leur répartition topographique conduisent à les interpréter comme ayant la valeur des cellules péricardiques des autres Insectes. Leur physiologie est-elle identique ? C'est probable, mais non démontré, car je n'ai tenté jusqu'ici aucune étude expérimentale. Toutefois, il ne paraît pas exagéré de conclure, sous réserve de confirmation par la physiologie, de la manière suivante :

1° Les masses cellulaires postérieures au sympathique pair de *Stenopsocus stigmaticus* représentent vraisemblablement des organes équivalents aux cellules péricardiques (reins d'accumulation).

2° Leurs relations de contiguité avec le sympathique et le tube digestif chez cette espèce sont sans signification morphologique, la disposition étant variable suivant les genres.

Il n'est pas inutile de rechercher si elles ont des équivalents dans la série entomologique. Or, tandis que les renseignements relatifs aux véritables *corpora allata* sont abondants, la bibliographie est à peu près muette à leur sujet. NABERT ne parle qu'incidemment (p. 198) des *corpora incerta II* décrits par JANET dans le prothorax de *Myrmica rubra*. De fait, je ne connais que ce dernier auteur pour avoir donné la description et la représentation d'organes qui, par leur position et leurs relations avec le sympathique pair, puis-

sent être considérés comme homologues (?) de ceux dont il s'agit ici. Malheureusement, l'auteur n'a pas fait leur étude cytologique ; d'ailleurs, dans son esprit, ils sont équivalents à de véritables *corpora allata*, puisqu'il les désigne sous le nom de *corpora incerta II*, tandis que ceux de la paire antérieure, qui sont les *corpora allata*, sont nommés *corpora incerta I* (nomenclature de MEINERT). Ainsi, l'homologie n'est que probable, et il faudrait reprendre l'étude de ces formations chez les Fourmis pour trancher la question.

CHAPITRE IV

LES APPENDICES CÉPHALIQUES

I

Les antennes.

Les antennes représentent les appendices du segment deuto-cérébral. Chez *Stenopsocus*, chacune d'elles est formée de 13 articles ; les deux premiers, *scape* et *pédicelle*, se distinguent par leur faible longueur et leur plus grand diamètre ; le *flagellum* comprend 11 articles cylindriques, allongés, un peu plus forts chez le ♂ que chez la ♀ ; tous portent des soies simples, insérées obliquement, plus longues chez le ♂ ; extérieurement, il n'y a pas d'autres organes sensoriels visibles. On ne voit pas de condyle articulaire, ni sur le scape, ni sur l'orbite antennaire.

1. *Musculature du scape et son innervation* (fig. 24 et 25). — RIBAGA indique chez *Trichopsocus dalii* un adducteur et un abducteur (p. 145, Pl. I, fig. 1). Il place leur insertion céphalique sur une « lista chitínosa del clipeo » (?) et ne parle pas de leur innervation. BÖRNER (1929, fig. 1) dessine chez *Psocus* sp. une paire de muscles qu'il attache correctement sur le pretentorium. En réalité, la musculature est plus compliquée.

Chez *Stenopsocus stigmaticus*, on peut distinguer trois groupes musculaires d'après leurs insertions sur la base du scape ; ils seront désignés par les notations X, Y, Z.

1° *Muscles du groupe X*. — Au nombre de 4, ils s'attachent distalement sur le bord interne de la base du scape. Physiologiquement, ils jouent donc le rôle d'adducteurs. Le plus important par la taille, X₁, est un gros muscle à fibres très serrées, qui vient s'étaler sur une certaine longueur du pretentorium, s'avancant très près de la pretentorina. Trois autres muscles postérieurs, grêles, X₂, X₃, X₄, s'insèrent plus en arrière sur le bras antérieur, à peu

près au niveau de l'insertion sur ce même bras des muscles tentorio-mandibulaires.

2° *Muscles du groupe Y.* — Trois muscles fixés sur le bord externe de la base du scape, pouvant donc être considérés comme des abducteurs. Le muscle principal Y_1 , moins développé toute-

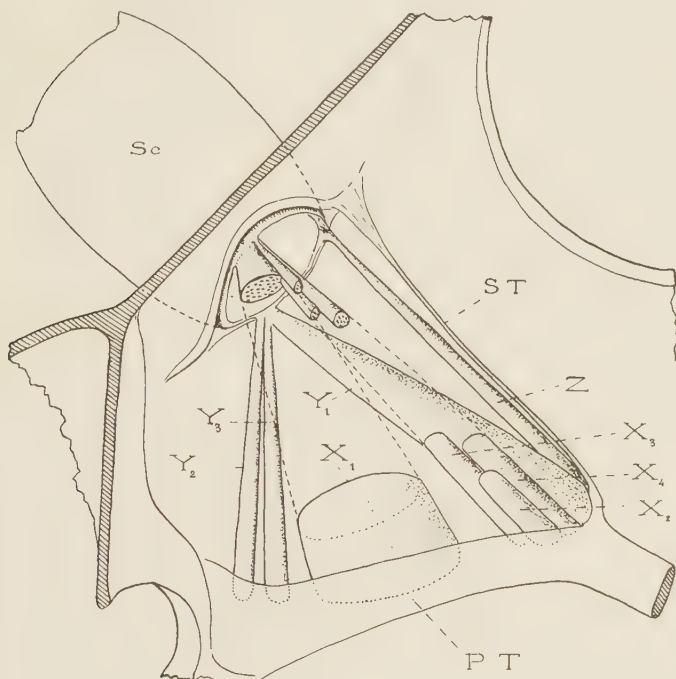


Fig. 24. — Musculature du scape de l'antenne droite de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution). — *PT* : pretentorium ; *Sc* : scape ; *ST* : supratentorium ; X_1 , X_2 , X_3 , X_4 : adducteurs du scape ; Y_1 , Y_2 , Y_3 : abducteurs du scape ; *Z* : remotor du scape.

fois que X_1 , est postérieur aux deux autres. Il s'insère sur la base du supratentorium, et est externe par rapport aux trois muscles X_2 , X_3 et X_4 . Les deux muscles Y_2 et Y_3 , assez grêles, s'attachent sur le pretentorium en avant de X_1 .

3° *Muscle Z.* — Un seul muscle peu développé, inséré d'une part sur le bord postérieur du scape, d'autre part sur le supratentorium, qu'il longe antérieurement. Physiologiquement, c'est un *remotor* antennaire.

4° *Innervation* (fig. 25). — Les nerfs moteurs du scape se détachent de la base du gros nerf deutocérébral. Ils sont au nombre de trois. L'un (noté 1), externe et dorsal, très court, innerve le muscle Z. Les deux autres partent ventralement à peu près du même point. Le plus externe (2) est spécial à Y_2 , c'est-à-dire au plus important des abducteurs, l'autre (3) desservant les muscles du groupe X (tous les adducteurs) ainsi que Y_2 et Y_3 .

Il n'y a donc pas correspondance entre l'innervation et la fonction des muscles du scape, au moins si l'on considère seulement les troncs nerveux qui distribuent cette innervation. On constatera le même fait en étudiant la musculature trochantérienne des pattes thoraciques : il ne faut donc pas lui attacher une importance exagérée. Cependant, on peut remarquer que les muscles qui ont respectivement même insertion proximale sur le pretentorium (tous les X, Y_2 et Y_3) ont la même innervation ; Y_2 et Z, ayant des insertions spéciales ont aussi leurs nerfs particuliers.

On peut alors se demander si ces nerfs individualisés n'ont pas une signification morphologique particulière : c'est poser la question de l'interprétation de la musculature antennaire. A l'heure actuelle, cette interprétation est encore bien confuse. BERLESE (1909) considère comme intersegmentaires (deuto-tritocérébraux) les muscles attachés sur le pretentorium, et comme deutocérébraux tous les muscles insérés sur le supratentorium. SNODGRASS (1928, p. 58) envisage la question d'un autre point de vue ; pour lui, le tentorium appartient exclusivement aux segments gnathaux, et l'insertion des muscles antennaires sur ses bras serait due à une migration des bases de ces muscles, depuis la paroi céphalique jusqu'aux bras dorsaux, puis aux bras antérieurs ; il s'appuie sur le fait que chez les Crustacés et les Chilopodes, les muscles antennaires ont leur insertion proximale sur la paroi céphalique, de même que chez des chenilles et des larves de Coléoptères. Les résultats de DENIS ne s'accordent guère avec cette hypothèse ; chez les Collembolés, certains muscles du scape reçoivent en effet l'influx moteur du nerf antennaire (deutocérébral) d'une part, et, d'autre part, d'un nerf que l'auteur considère comme le nerf tritocérébral ; chez les Ptérygotes, ce dernier serait représenté par le nerf antennaire accessoire (ou moteur du scape) de JANET (1900, 1905). Il n'y aurait donc pas eu migration des bases musculaires, mais annexion du matériel musculaire tritocérébral — celui de l'antenne crustacéenne — par l'an-



Fig. 25. — Trois coupes transversales consécutives de la tête de *Stenopsocus stigmaticus* montrant l'innervation de la musculature antennaire (coupe *a* antérieure). — 1, 2, 3 : les nerfs moteurs respectifs des muscles antennaires *Z*, *Y*₂ et du groupe *X*_{1,2,3,4}-*Y*_{2,3}; *b*, muscle fronto-labral latéral; γ : son nerf moteur (fig. *a*); *B* : muscles clypéo-pharyngiens; *C*₁, *C*₂ : fronto-pharyngiens latéraux; δ : leur nerf moteur (fig. *b*); *E*₁ : épistomopharyngien interne; *E*₂ : épistomopharyngien externe; ϵ : son nerf moteur (fig. *b*); *l. ant.* : lobe antennaire du ganglion cérébroïde; *lr* : nerf du labre; *pt* : pretentorina; *ST* : supratentorium; α : nerf moteur du muscle fronto labral médian; β : nerf moteur des faisceaux dorsaux du grand clypéo-épiphyngien; *d* : racine du nerf deutocérébral.

tenne insectienne, qui correspond, comme on sait, à l'antennule crustacéenne. Ajoutons que l'auteur reconnaît en outre des muscles mandibulo-antennaires.

Comment interpréter les faits observés chez *Stenopsocus* ? Ils ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'on connaît chez les Ptérygotes où le nerf antennaire accessoire a été décrit (Fourmis, Abeille,

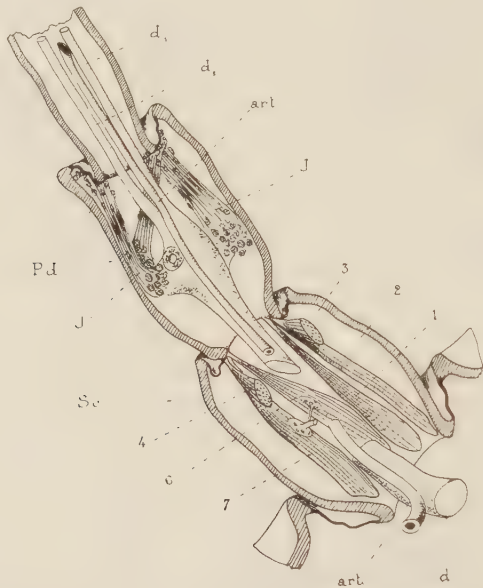


Fig. 26. — Reconstitution de la musculature et de l'innervation des deux premiers articles de l'antenne droite de *Stenopsocus stigmaticus*, la paroi du côté interne enlevée — art : artère antennaire ; d : nerf deutocérébral ; d_1 , d_2 : ses branches du flagelle ; J : organe de Johnston ; Pd : pédicelle ; Sc : scape ; 1, 2, 3 : muscles éleveurs du flagelle ; 4, 6, 7 : muscles déprimeurs (plaques motrices de 6 et 7 représentées).

Dytique, Dermaptères, Blattes, Orthoptères sauteurs ⁽¹⁾). Dans la plupart des cas, les moteurs du scape se détachent de la base du nerf deutocérébral ; dans ces conditions, il est difficile de les attribuer à un métamère autre que le deutocérébral, à moins que la découverte de leur racine réelle, à l'intérieur du ganglion cérébroïde, ne démontre leur origine tritocérébrale. Par suite, l'interprétation de la musculature antennaire comme intersegmentaire ne

(¹) Emprunté à DENIS, p. 246.

peut s'appuyer sur l'innervation ; constatons que l'insuffisance des données ne permet pas de résoudre la question.

2. **Musculature du pédicelle** (fig. 26 et 27). — Tous les muscles moteurs du pédicelle, et par suite du reste de l'antenne, naissent à l'intérieur du scape. Chez *Stenopsocus*, on peut les diviser en trois groupes, en tenant compte de leur fonction.

Ceux du 1^{er} groupe (muscles notés 1, 2, 3) sont dorsaux, et par suite leur contraction provoque le relèvement du flagelle ; on peut les nommer *élevateurs du flagellum*. 1 et 2 sont externes par rapport à 3.

Le 2^e groupe (muscles 4, 6, 7) est constitué par des muscles ventraux : ce sont des *dépresseurs du flagellum*. 4 est interne, et 6 externe par rapport à 7.

Un dernier muscle, 5, à base très élargie, s'insère d'une part sur le bord dorsal du pédicelle, au voisinage des muscles du premier groupe, et intérieurement par rapport à eux, et d'autre part sur la face interne du scape ; il coupe obliquement la cavité de celui-ci. C'est peut-être un *rotateur du flagellum*.

Tous ces muscles sont innervés par le nerf deutocérébral, chacun des trois groupes possédant un nerf particulier.

RIBAGA a décrit aussi chez *Trichopsocus* une musculature du pédicelle logée à l'intérieur du scape. Mais, ici encore (pl. I, fig. 9) son dessin ne correspond pas à ce que j'ai observé chez *Stenopsocus*.

On ne trouve, dans les autres articles de l'antenne, pédicelle compris, aucune trace de musculature. Les « muscles » décrits et figurés par RIBAGA dans le pédicelle de *Trichopsocus* ne sont rien d'autre que l'organe de JOHNSTON ; à ma connaissance, celui-ci n'avait jamais été signalé chez les Psoques. Il sera décrit dans la 5^e partie, consacrée aux terminaisons nerveuses périphériques.

3. **Le nerf antennaire**. — Il se détache, comme on l'a vu, des lobes antéro-latéraux du ganglion cérébroïde. De sa base partent

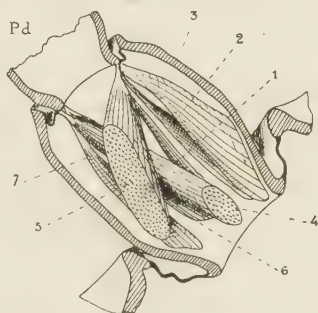


Fig. 27. — Scape de l'antenne de *Stenopsocus stigmaticus*. — Mêmes notations que dans la figure précédente, mais toute la musculature du pédicelle est représentée. 5 : rotateur du flagelle.

les trois nerfs moteurs des muscles du scape, et en outre un petit nerf postéro-externe, qui, d'abord appliqué sur l'artère antennaire ⁽¹⁾ au coude formé par celle-ci, se rend au tégument de la capsule céphalique, immédiatement contre le bord postérieur du sclérite antennaire (fig. 28).

Dans le scape, le nerf deutocérébral dessert les muscles moteurs du pédicelle, après avoir détaché un rameau qui va au tégument de la paroi externe du scape, et un autre qui donne un organe chordotonal aboutissant à l'articulation scape-pédicelle, du côté interne.



Fig. 28. — Deux coupes parasagittales montrant le petit nerf tégumentaire qui longe l'artère antennaire et dessert la base du supratentorium (coupe A interne). — *ad* : cellules adipeuses ; *art* : artère antennaire ; *cr. ep.* : endophragme épistomal ; *D* : muscle pharyngien ainsi noté ; *d* : racine du nerf deutocérébral ; *l. ant.* : lobe antennaire du ganglion cérébroïde ; *n* : nerf tégumentaire ; *Sc* : scape ; *ST* : supra-tentorium ; *X₁*, *X₂*, *X₃*, *X₄* : adducteurs du scape.

Dans le pédicelle (fig. 26), il se renfle en un ganglion renfermant seulement quelques noyaux, dont un de très grande taille ; l'organe de JOHNSTON se détache de ce ganglion. Puis le nerf antennaire se divise en deux branches ; celles-ci s'appliquent contre la paroi des articles du flagelle, l'une du côté externe, l'autre du côté interne, toutes deux ayant une position un peu dorsale. Ces deux branches se poursuivent jusqu'à l'extrémité de l'antenne. Elles innervent le tégument et ses soies.

(1) Voir 1^{re} partie : artère antennaire.

II

Les mandibules.

Sur la forme, le mode d'articulation, la dyssymétrie, la division en lobes incisif et molaire, il n'y a rien à ajouter à ce qui a été dit. On trouve dans les monographies des systématiciens des descriptions détaillées qui dispensent d'y revenir. Les relations avec les sclérites céphaliques ont été indiquées dans le chapitre consacré à la capsule céphalique ; le lecteur voudra bien s'y reporter, ainsi qu'aux figures 3 et 5. Des précisions sur les rapports avec l'hypopharynx seront données dans le chapitre réservé à cette formation.

1. *La musculature mandibulaire* (fig. 29). — Sa disposition conserve, chez tous les Psoques, une constance remarquable ; d'après leurs insertions, par conséquent d'après leur valeur morphologique, les muscles observés peuvent être classés ainsi :

Muscle sterno-mandibulaire O. — Inséré d'une part sur le sternite mandibulaire, un peu en avant de la paroi postérieure de la cavité buccale, et d'autre part sur la face profonde de la paroi externe de la mandibule ; il traverse obliquement la cavité de celle-ci.

RIBAGA, qui l'a signalé, le considère comme un dilatateur du pharynx ; en fait, il n'a aucun rapport avec cette partie du stomodeum ; il est d'ailleurs attaché à la paroi buccale bien trop près de l'hypopharynx pour que cette paroi puisse être mobile. S'il est fonctionnel, il joue certainement le rôle d'adducteur mandibulaire. BÖRNER (1909) trouve le même muscle, qu'il nomme *Zungenmuskel* chez les Odonates, les Oothecaria (= Mantodea), les Orthoptères s. str., les Phasmodea, les Perlides et les Termites ; il le déclare absent chez les Dermaptères, les Psocides et les Hemerobiides. Mais en 1929, il reconnaît sa présence chez les Psoques. La dénomination choisie par BÖRNER montre qu'il considère ce muscle comme muscle hypopharyngien ; SNODGRASS (1928) adopte la même interprétation. On ne doit attacher à ce terme aucun sens physiologique ; que l'insertion proximale du muscle se trouve sur une région de l'hypopharynx, cela ne fait aucun doute ; mais cela prouve simplement que cette région est une portion du sternite mandibulaire.

Muscles tentorio-mandibulaires. — Ce sont deux muscles délicats, assez difficiles à étudier parce que les coupes sont très souvent abîmées dans cette région, les pretentoria, qui n'y sont pas maintenus, se déplaçant très facilement sous le rasoir. Le *muscle tentorio-mandibulaire antérieur* P va du bord antérieur du corps de la mandibule à la face interne du pretentorium correspondant;

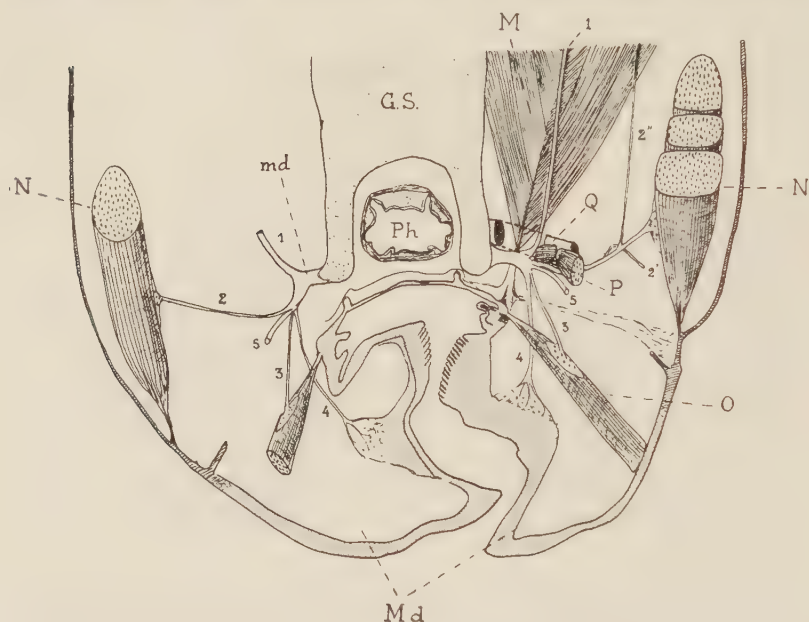


Fig. 29. — Reconstitution de la musculature mandibulaire et de son innervation (vue de face). — *Md* : mandibules ; *M* : muscle tergo-mandibulaire (adducteur principal) ; *md* : nerf mandibulaire, avec ses branches 1, 2, 3, 4, 5 (voir le texte) ; *N* : muscle pleuro-mandibulaire (abducteur) ; *O* : sterno-mandibulaire (Zungenmuskel de BÖRNER) ; *P* : tentorio-mandibulaire antérieur ; *Q* : tentorio-mandibulaire postérieur ; *Ph* : pharynx ; *G. S.* : ganglion cérébroïde.

le *muscle tentorio-mandibulaire postérieur* Q va du même point d'attache sur le pretentorium, au bord postérieur du corps mandibulaire, très près de l'apodème de l'adducteur principal, extérieurement par rapport à lui. Comme le précédent, il est interne par rapport au pretentorium.

Ces deux muscles sont évidemment des adducteurs mandibulaires.

Muscle pleuro-mandibulaire N. — Il s'attache, par une lame apodématique très développée, à peu près au milieu du bord externe de la base de la mandibule ; il est constitué par des faisceaux divergents insérés sur cet apodème et allant s'attacher sur la paroi latérale de la capsule céphalique (gena), en avant et au-dessous des yeux composés, et, en arrière, sur la post-gena.

Physiologiquement, c'est l'abducteur mandibulaire.

Muscle tergo-mandibulaire M. — Il remplit à lui seul toute la cavité céphalique en arrière des lobes optiques du ganglion cérébroïde. Son apodème d'insertion, lamelleux, attaché à l'angle interne du bord postérieur de la mandibule, intérieurement par rapport au pretentorium, reçoit de nombreux faisceaux convergents insérés d'autre part sur le vertex jusqu'à l'orbite oculaire, et sur toute la région occipitale jusqu'au bourrelet post-occipital.

C'est l'adducteur mandibulaire principal ; pratiquement, son action est prépondérante.

2. *Le nerf mandibulaire* (fig. 29). — Son départ a été indiqué lors de la description du système nerveux céphalique, tout à fait en avant sur le collier (fig. 15). J'ai déjà signalé que RIBAGA l'a pris à tort pour un nerf issu du ganglion frontal (BADONNEL, 1933) ; il n'a donc pas encore été décrit.

Il se dirige transversalement vers l'extérieur sous forme d'un tronc très court, renflé, un peu avant d'atteindre le pretentorium, en un ganglion d'où partent :

1° Une branche postérieure (1), qui passe sous le tentorium, puis s'élève obliquement, parallèlement à l'apodème des muscles tergo-mandibulaires, et se ramifie à travers tous les faisceaux de ce dernier, dont elle constitue par conséquent le nerf moteur.

2° Une branche latérale (2), qui passe aussi sous le tentorium, et se dirige transversalement vers le muscle pleuro-mandibulaire qu'elle dessert. Un peu avant d'atteindre ce muscle, elle détache deux rameaux très fins : le premier (2') se rend, dans un plan à peu près horizontal, au tégument avoisinant l'articulation postérieure de la mandibule ; l'autre (2'') s'élève verticalement vers le tégument du vertex ; mais il s'accole à l'un des faisceaux du grand muscle tergo-mandibulaire, et je n'ai pu le suivre sur aucune série de coupes. Toutefois, c'est vraisemblablement un nerf tégumentaire épicanien (1).

(1) J'ai pu trouver sa terminaison tergale chez *Ectopsocus briggsi*.

3° Une branche motrice (3) pour le muscle sterno-mandibulaire.

4° Une branche tégumentaire (4) qui se ramifie dans l'hypoderme de la face interne du corps mandibulaire, à la limite des régions molaire et incisive.

5° Une branche tégumentaire antérieure (5), parallèle au muscle tentorio-mandibulaire antérieur, contre lequel elle est appliquée, ce qui rend son examen difficile (pratiquement, on ne peut guère la voir que dans les coupes sagittales).

6° Enfin, l'innervation des muscles tentorio-mandibulaires se fait au niveau du ganglion lui-même, par des plaques motrices accolées à ce dernier, sans tronc nerveux distinct.

3. *Remarques sur la musculature mandibulaire.* — Un fait qui s'impose immédiatement, c'est le développement considérable de cette musculature, qui occupe la plus grande partie de la capsule céphalique, empiétant même sur un territoire réservé généralement à des muscles maxillaires. Tout se passe comme si, dorsalement, le domaine mandibulaire s'était enrichi aux dépens du domaine maxillaire ; il ne reste rien en effet, dans la région post-occipitale, qui ne soit occupé par un des faisceaux du grand adducteur mandibulaire. Or, l'on verra que le cardo de la maxille n'existe pas chez les Psoques. Evidemment, il faut se garder de conclure à la disparition de ce cardo en invoquant la gêne causée par le développement exagéré de la mandibule, car on peut tout aussi bien dire que ce développement a été rendu possible par la disparition du cardo. Bornons-nous donc à constater la disproportion entre l'étendue des deux domaines voisins.

Une autre remarque, d'ordre plus général : la musculature mandibulaire sternale et tentoriale des Psoques place ces Insectes dans une position particulière chez les Ptérygotes ; si l'on ajoute à la liste donnée précédemment les Ephémères, on obtient un groupe d'ordres que ce caractère rapproche des Lepismatidae chez les Aptérygotes, et, par l'intermédiaire de ceux-ci, des Crustacés et des Myriapodes (BÖRNER, 1909 ; SNODGRASS, 1928). Or, Insectes, Crustacés et Myriapodes constituent des séries dont personne ne nie l'origine commune ; encore que la souche soit inconnue, il y a entre eux trop de caractères communs pour qu'on puisse expliquer ceux-ci autrement que par une parenté réelle. On est alors tenté de considérer ces caractères comme existant déjà, sous une forme qui peut d'ailleurs être différente, et qu'on dit primitive, chez les ancê-

tres ; on traduit cette interprétation en disant qu'il s'agit de caractères primitifs, ou ancestraux ; et les formes animales qui les présentent sont qualifiées elles-mêmes de primitives, ou inférieures. De vives critiques ont été élevées contre cette façon d'interpréter les faits. D'une part, elles se justifient par l'abus qu'ont fait les phylogénéticiens de ces expressions ; d'autre part, de nombreux naturalistes, soucieux de trouver dans l'évolution morphologique des preuves du « perfectionnement » continu des organismes, ou d'une adaptation étroite au milieu, au régime alimentaire, au mode d'existence, etc., leur ont donné un sens tout à fait différent de celui que leur attribuent les anatomistes ; pour eux, caractère primitif devient synonyme d'infériorité physiologique, tout comme évolution signifie nécessairement progrès biologique. Les faits nombreux démontrant l'inanité de telles interprétations (Et. RABAUD, 1932) ont provoqué une réaction qui, pour être justifiée, risque d'entraîner trop loin, si elle aboutit à cette conclusion décevante qu'il est impossible de démontrer l'existence de caractères ancestraux. Peut-on, sans poser de postulat, prouver cette existence ? L'essai vaut d'être tenté.

On peut expliquer la présence d'une musculature mandibulaire d'origine sternale, construite suivant un même type général, chez les Arthropodes précédemment cités, par trois hypothèses :

1° Il s'agit de phénomènes de convergence morphologique provoqués par une nécessité physiologique ; en l'occurrence, le besoin de renforcer des muscles insuffisants.

2° Cette convergence n'est due qu'au hasard.

3° La musculature correspond à un type déjà réalisé chez les ancêtres.

La première hypothèse ne soutient pas la discussion. En effet, de nombreux insectes à mandibules broyeuses ne possèdent que deux muscles mandibulaires, homologues de l'abducteur et de l'adducteur principal des Psoques, avec un degré de développement comparable, toutes proportions gardées ; ces muscles sont parfaitement suffisants. D'autre part, les muscles sternaux supplémentaires de *Stenopsocus* (par exemple) paraissent superfétatoires, étant donné leur taille exiguë ; il est évident que l'insecte pourrait fort bien s'en passer. Leur « apparition » chez les Psoques, à la suite d'une évolution, ne saurait donc s'expliquer par leur utilité.

Mais une « apparition » spontanée, sans raison apparente, ne peut-elle être admise avec autant de vraisemblance qu'une « per-

sistance » en tant qu'organes primitifs ? Remarquons que si la plupart des Orthoptères possèdent la musculature mandibulaire sternale, tels *Locusta* (= *Phasgonura*) par exemple (BÖRNER, 1909), il n'y a pas trace de celle-ci chez *Dissosteira carolina*, qui est une forme très voisine (SNODGRASS, 1928) ; et il en est de même chez le Grillon (DUPORTE, 1920). Ainsi, l'on pourrait dire que cette musculature sternale n'est qu'un caractère fluctuant, qui apparaît ou n'apparaît pas dans une même série, au gré de circonstances inconnues. Mais cela ne résoudrait rien, car il resterait à expliquer pourquoi ce même caractère se retrouve dans des séries que, par ailleurs, la morphologie sépare indubitablement.

Un nouveau fait doit alors entrer en compte : l'embryologie (on laisse de côté l'anatomie comparée dont l'invocation constituerait, ici, une pétition de principe) démontre que la mandibule doit être considérée comme un appendice gnathal, au même titre qu'une patte est un appendice thoracique. Or, la musculature d'un tel appendice, quand elle présente son maximum de complication, comporte un certain nombre d'éléments d'origine sternale ; en comparant les muscles décrits chez *Stenopsocus* avec les muscles sternaux d'une patte thoracique du même insecte, on voit qu'ils peuvent être homologués à des éléments sterno-coxaux thoraciques. On ne s'étonne plus, alors, de trouver les mêmes muscles dans des ordres différents, puisqu'ils appartiennent normalement à l'armature générale de l'appendice ; cela revient à admettre que cette musculature est un héritage venant de formes disparues ; on est en droit, devant la carence des autres explications, de la considérer comme une persistance de caractères ancestraux. A ce titre seulement, on la qualifiera de primitive.

Est-ce à dire qu'on devra considérer les formes voisines, chez lesquelles manque un tel caractère, comme dérivant de celles qui l'ont conservé ? Ce serait dépasser les limites imposées par les faits ; on peut seulement supposer que ces formes sont plus évoluées à ce point de vue, et que le caractère absent a disparu. Mais depuis quand, et pourquoi manque-t-il ? C'est ce qu'on ne saurait dire. En particulier, il faut se garder de croire que sa disparition fut provoquée par l'inutilité, car alors, comment expliquerait-on sa persistance chez des Insectes qui, manifestement, n'en ont pas plus besoin que ceux qui en sont privés ?

III

Les maxilles.

1. *Description.* — La maxille des Psoques a fourni le caractère fondamental de l'ordre ; par suite, elle a été maintes fois décrite, et son interprétation a donné lieu à de nombreuses notes. La figure 30 représente une maxille gauche détachée de la capsule

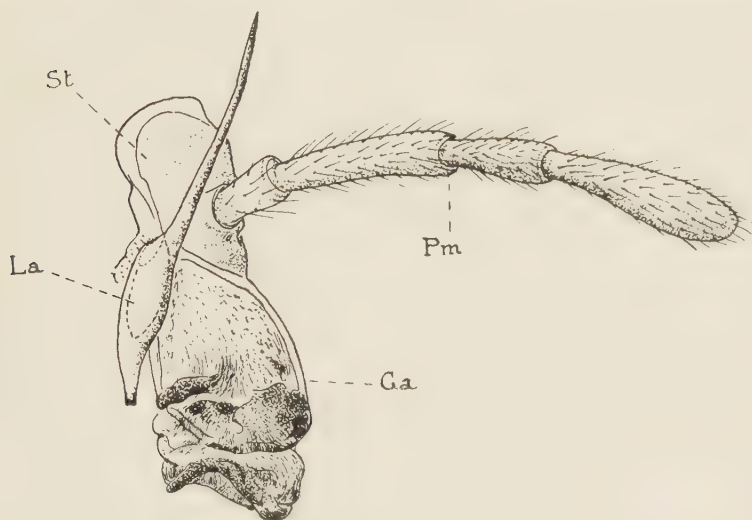


Fig. 30. — Maxille gauche de *Stenopsocus stigmaticus*, détachée de la capsule céphalique, vue tournée légèrement de trois quart, du côté interne. — *St* : stipes ; *Ga* : galea, gauchie au montage de la préparation, de telle sorte qu'on aperçoit les épaisissements chitineux apicaux par leur face interne ; *La* : ciseau maxillaire ou lacinia, dont l'apophyse styloforme est revenue vers l'avant et l'extérieur (cavité interne de la région distale en pointillé) ; *Pm* : palpe.

céphalique ; d'autre part, les figures 3 et 4 montrent les rapports de l'appendice avec cette capsule.

Le *cardo* manque totalement, et le premier article est le *stipes* (*St*), homologue, comme on sait, de la coxa d'une patte arthropodienne (le *cardo* étant considéré comme représentant la subcoxa). Ce *stipes* apparaît, latéralement, comme un coin engagé entre la postgena et le labium, la pointe du coin aboutissant à peu près au

niveau de la fossette d'invagination du metatentorium, et un peu en avant (fig. 3). Du côté externe, il présente un renflement, le *palpifer* (*Pf*) continué lui-même par le *palpe maxillaire* (*Pm*) à 4 articles, les premier et troisième courts, les deuxième et quatrième plus allongés. Au delà du palpifer, le stipes se prolonge distalement par un lobe charnu, que je considère, avec la plupart des auteurs, comme représentant la *galea* *Ga* (ou *lobus externus*) d'une maxille typique. Il n'y a pas d'articulation nette entre le stipes et cette galea qui, de fait, ne paraît pas mobile (on verra d'ailleurs qu'elle ne possède pas de muscles propres).

Enfin, et c'est là le caractère important, on voit sortir du stipes, du côté interne par rapport à la galea, une apophyse styloforme *La*, renflée chez *Stenopsocus* à son origine sur le tégument, puis s'atténuant pour se terminer distalement par une fourche à dents peu marquées, évoquant plutôt une gouttière rudimentaire. A l'intérieur du stipes, cette apophyse se continue en baguette effilée, légèrement incurvée vers l'arrière, dépassant dans la tête le niveau de l'articulation postérieure de la mandibule, en avant du metatentorium. C'est cette curieuse pièce maxillaire en ciseau, signalée pour la première fois par LATREILLE (1794 et *seq.*), qui a permis à cet auteur de séparer son genre *Psocus* des Névroptères, où l'avait placé LINNÉ; c'est elle qui conduisit ENDERLEIN à donner à l'ordre tout entier le nom de *Copeognatha*. Elle n'est d'ailleurs pas spéciale aux Psocoptères, puisqu'on la retrouve chez certains Mallophages; en outre, elle manque chez *Scoliopsyllopsis Latreillei* Enderlein (BADONNEL, 1931), qui est ainsi un Psoque aberrant.

2. **La musculature maxillaire** (fig. 31). — L'absence de la musculature du cardo ne doit pas surprendre, puisque le cardo manque lui-même. En outre, il n'y a aucun muscle pour la galea, pas même dans l'extrémité distale de celle-ci, malgré ce que dit RIBAGA. L'opinion de cet auteur est probablement due à une mauvaise interprétation des coupes. Toutefois, NOLAND (1924, p. 197, et Pl. IV, fig. 5) décrit et figure des muscles de la galea chez *Liposcelis divinatorius* Müll.

On peut diviser la musculature maxillaire en trois groupes :

1° **Muscles du stipes** (*R*). — Ce sont les muscles tentorio-stipitaux classiques des Ptérygotes, au nombre de trois pour chaque maxille. Le muscle postérieur s'insère sur le corpo-tentorium d'une part, et d'autre part sur la paroi postéro-externe du stipes, à

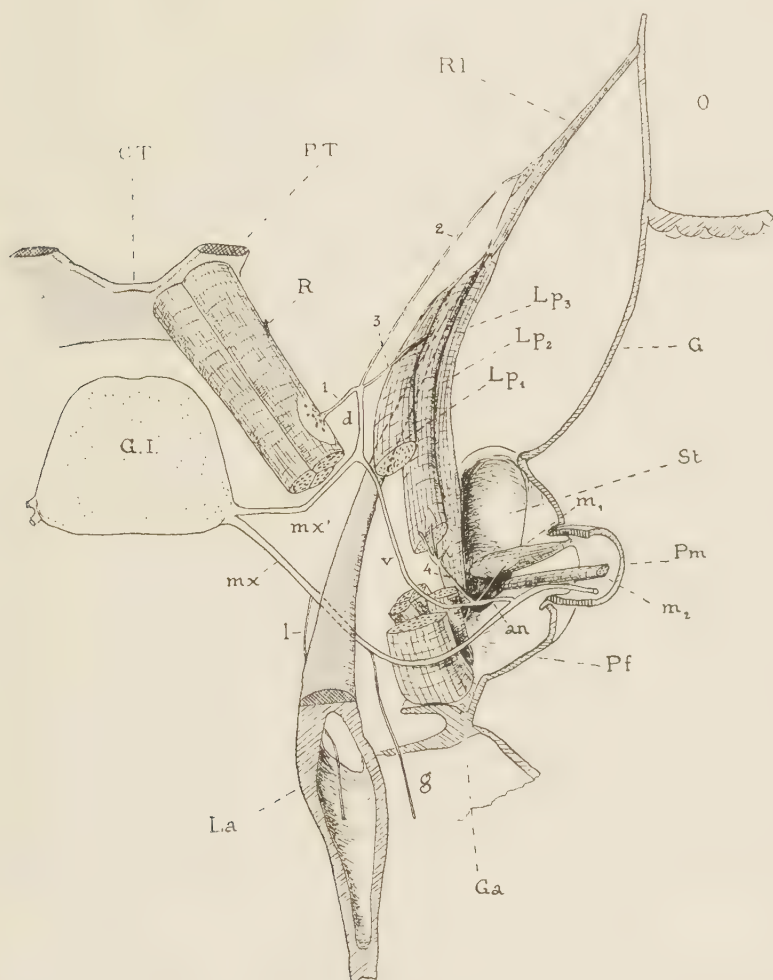


Fig. 31. — Musculature maxillaire gauche et son innervation (reconstitution, vue de face). — *CT* : corpo-tentorium ; *G* : gena ; *Ga* : galea ; *G. I.* : ganglion sous-œsophagien ; *La* : lacinia (ciseau maxillaire) ; *Lp₁*, *Lp₂*, *Lp₃* : protracteurs de la lacinia ; *m₁* : élévateur du 1^{er} article du palpe ; *m₂* : élévateur du 2^e article ; *mx* : branche ventrale du nerf maxillaire (*g* : rameau tégumentaire de la galea ; *l* : celui de la lacinia ; *an* : anastomose entre *mx* et *mx'*) ; *mx'* : branche postérieure dorsale du nerf maxillaire (*d* : son rameau dorsal ; *v* : son rameau ventral ; *1* : nerf moteur des tentorio-stipitiaux ; *2* : nerf moteur du rétracteur du ciseau ; *3* : branche de l'apophyse interne du ciseau ; *4* : nerf moteur des protracteurs du ciseau) ; *O* : œil composé ; *Pf* : palpifer ; *PT* : pretentorium ; *Pm* : premier article du palpe maxillaire sectionné ; *R* : muscles tentorio-stipitiaux ; *Rl* : rétracteur du ciseau ; *St* : stipes.

l'origine du bourrelet stipital *b. st.* Les deux autres s'attachent sur le prétentorium, et sur le bourrelet sus-dit, immédiatement en avant du précédent. Ce sont des adducteurs stipitaux ; morphologiquement, ils ont la valeur de sterno-coxaux maxillaires. RIBAGA a vu ces muscles, mais ne paraît pas les avoir interprétés correctement. Il figure (pl. I, fig. 2) et décrit (p. 143), un gros faisceau *m* inséré « all occipite (*sic*), nella regione di questo pezzo, che si comprende fra l'inserzione delle branche transverse ». Si l'on comprend bien, il s'agirait d'une portion de la capsule céphalique, située entre les metatentorinæ ; on ne voit pas de quelle région il s'agit. D'ailleurs, un recouplement facile démontre l'erreur de l'auteur, qui, représentant exactement l'origine des muscles en question, les désigne comme muscles dorsaux du pharynx ! (Pl. II, fig. 16, *g*).

Remarquons qu'il n'y a pas d'abducteurs du stipes.

2° *Muscles du ciseau maxillaire.*

a) *Protracteurs du ciseau.* — 3 muscles désignés sur les figures par Lp_1 , Lp_2 , Lp_3 . Le plus développé, Lp_1 , antérieur, s'attache d'une part sur la face antérieure de la région intracéphalique du ciseau, qu'il couvre presque entièrement, et d'autre part sur le bourrelet stipital, près de l'origine de la galea. Lp_2 , recouvre partiellement, en avant, par Lp_1 s'attache plus en arrière sur le bourrelet stipital. Enfin Lp_3 s'insère dorso-latéralement à l'extrémité interne du ciseau, contourne celui-ci, et vient se fixer en arrière de Lp_2 , et un peu plus dorsalement, à l'origine du bourrelet stipital, au niveau de l'insertion des tentorio-stipitaux postérieurs.

Ces muscles ne peuvent être que des protracteurs, et leur fonction ne fait aucun doute, puisque l'observation d'un *Psoque* broustant des *Protococcacées* montre les mouvements de va-et-vient du ciseau. Il est possible également que le mouvement en avant s'accompagne d'une légère rotation.

BÜRGESS (1878, p. 294) a lui aussi décrit les trois muscles protracteurs du ciseau maxillaire, mais il insère le muscle antérieur à la base de la galea, alors que tous s'attachent, sans discussion possible, sur le bourrelet stipital. RIBAGA semble d'ailleurs l'avoir suivi, car il attache également son muscle antérieur *lp* (Pl. I, fig. 6) à l'intérieur de la galea. Quant au muscle postérieur *gp* son inser-

tion sur le stipes est de même incorrectement figurée (¹). La meilleure représentation est donnée par BÖRNER (1929, fig. 1), mais cet auteur, qui cherchait seulement à démontrer l'homologie des ciseaux maxillaires des Psoques et des soies maxillaires des Hémiptères et des Thrips, s'est contenté d'une figuration simplifiée (*maxst*).

b) *Rétracteur du ciseau*. — C'est un petit muscle, noté *Rl* sur les figures, relié à l'extrémité interne du ciseau par un apodème délicat, et allant s'insérer sur la paroi céphalique, en s'insinuant entre les faisceaux de l'adducteur et de l'abducteur mandibulaires, sur le bord postérieur de la crête oculaire. C'est le rétracteur du ciseau. BÜRGESS (1878, p. 292), qui en a trouvé deux chez l'espèce qu'il a étudiée, et dont il ne précise pas le nom, les a pris pour des tendons élastiques. RIBAGA n'en indique qu'un chez *Trichopsocus*, sans trouver son insertion céphalique. C'est encore BÖRNER qui, le premier, a fixé cette insertion. SNODGRASS (1905) figure, chez *Peripsocus californicus*, deux muscles rétracteurs relativement développés, à peu près parallèles, mais les attache sur la paroi postérieure de la tête (fig. 12, *rm*); ce serait à vérifier. Chez *Amphigerontia contaminata* St., *Lænsia variegata* Latr., *Cæcilius flavidus*, *Elipsocus hyalinus*, je n'ai trouvé qu'un muscle rétracteur, tandis que chez *Nymphopsocus destructor* End., il y en a deux fortement divergents; l'un, bien développé, s'élève verticalement et s'attache dorsalement sur le vertex, tandis que l'autre, plus petit et transversal, s'insère sur la postgena, immédiatement au-dessous des faisceaux ventraux de l'abducteur mandibulaire.

3° *Musculature du palpe* (fig. 32).

a) A la base du 1^{er} article, antérieurement, s'attache le muscle *m*₁, fixé d'autre part sur la paroi postérieure du stipes, extérieurement par rapport aux muscles du ciseau. Physiologiquement, c'est l'*éleveur du 1^{er} article du palpe*. Morphologiquement, il correspond à un muscle coxo-trochantérien d'appendice thoracique.

b) Toujours antérieurement, la base du 2^e article reçoit deux insertions musculaires. L'une d'elles correspond à un muscle *m*₂

(¹) Pour être complet, il faudrait d'ailleurs reprendre toute la description des muscles maxillaires de RIBAGA, qui décrit 6 protracteurs pour chaque ciseau, alors que, même chez *Trichopsocus*, je n'en ai jamais compté plus de 3.

attaché d'autre part sur la paroi du stipes, ventralement par rapport à m_1 (postérieurement si l'on place la maxille dans une position permettant la comparaison avec un appendice typique). L'autre est celle d'un très petit muscle m'_2 qui traverse obliquement le 1^{er} article pour s'attacher à la base de celui-ci, du côté interne. Tous deux sont des *élevateurs du 2^e article*.

c) Enfin, un long muscle grêle m_3 , inséré à la base du 2^e article, toujours antérieurement (face supérieure quand le palpe est vu de profil dans sa position naturelle), s'attache d'autre part sur le bord

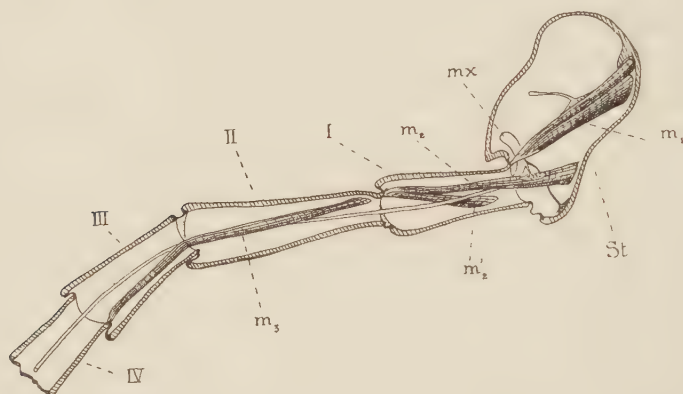


Fig. 32. — Musculature du palpe maxillaire (reconstitution). — I, II, III, IV : articles du palpe, le 4^e interrompu ; m_1 , m_2 , m'_2 , m_3 : muscles ainsi notés ; mx : nerf du palpe ; St : section du stipes et du palpifer.

postérieur de la base du 4^e article, traversant complètement le 2^e et le 3^e. C'est un *fléchisseur distal du palpe*.

Les données précédentes s'accordent assez bien avec celles de RIBAGA. Les muscles qu'il note abp'_1 , abp_2 et lad correspondent respectivement à m_1 , m_2 et m_3 ; toutefois il indique un muscle adp , allant du stipes à la base du 2^e article, et qui serait antagoniste de abp_2 . Je n'ai rien vu de semblable chez *Stenopsocus*. Enfin, une mauvaise interprétation de l'orientation des coupes a conduit RIBAGA à attribuer aux muscles qu'il décrit un rôle inexact ; il considère comme *abducteurs* les élevateurs, et comme *adducteur* le fléchisseur distal. Il suffit d'observer un Psoque tâtant avec ses palpes pour se rendre compte que ceux-ci se meuvent dans un plan vertical, et non transversal, ce qui est d'accord avec les conclusions tirées de l'étude anatomique.

3. **Le nerf maxillaire** (fig. 31). — Une analyse sommaire en a été donnée dans une note préliminaire (BADONNEL, 1933, p. 41). Il naît de la masse sous-œsophagienne, latéro-ventralement, et un peu en arrière de la fusion des connectifs para-œsophagiens avec le ganglion. Dès son origine, il se divise en deux branches :

1° La branche antérieure, ventrale, se dirige obliquement et transversalement vers le palpe, passant d'abord en arrière du ciseau, puis en avant des muscles protracteurs de celui-ci. Un peu avant d'arriver au niveau du ciseau, elle lui envoie un fin rameau qui pénètre dans sa cavité ; elle détache ensuite une deuxième branche qui entre dans la galea, distribuant des fibres au tégument de celle-ci. Puis, elle s'applique contre la paroi antérieure du palpifer, envoie une branche motrice au muscle m_2 en même temps qu'un fin rameau tégumentaire à l'hypoderme du palpifer (paroi latérale) ; elle pénètre alors dans le palpe, où elle innerve les muscles m'_2 et m_3 , pour se terminer finalement par une arborescence de fibres aboutissant aux cellules sensorielles des soies qui recouvrent l'extrémité distale du dernier article. Avant son entrée dans le palpe, elle s'unit à la branche postérieure dorsale.

2° Cette branche postérieure se dirige d'abord obliquement vers l'extérieur et le haut, puis bifurque en arrivant au voisinage des muscles protracteurs du ciseau. Un rameau, étroitement accolé à un gros tronc trachéen qui en rend l'examen particulièrement difficile sur certains exemplaires, se dirige verticalement vers la face dorsale, et se ramifie en donnant : 1) le nerf moteur des muscles tentorio-stipitiaux ; 2) le nerf moteur du rétracteur du ciseau, très délicat ; 3) un petit nerf tégumentaire qui dessert l'hypoderme matriciel de la partie intra-céphalique du ciseau. L'autre rameau redescend presque verticalement devant le muscle Lp_1 , s'infléchit vers l'extérieur et suit à peu près la même direction que la branche maxillaire antérieure, dorsalement par rapport à elle. Elle envoie alors des filets moteurs aux muscles Lp_1 , Lp_2 et Lp_3 , et, en direction transversale, vers l'extérieur, au muscle m_3 . Elle fusionne alors avec la branche antérieure. Là encore, la trachée qui pénètre dans le palpe gêne considérablement l'observation, et peut provoquer des erreurs d'interprétation ; néanmoins, l'existence de l'anastomose est indubitable.

Ce nerf maxillaire dédoublé dès son origine pour donner ensuite, par refusion de ses branches, un rameau unique pour le palpe peut

sembler curieux. On retrouvera une disposition tout à fait comparable au sujet des nerfs des pattes thoraciques; la branche du télépodite y reçoit en effet des anastomoses de branches coxales, avant de quitter la hanche; c'est un nouvel argument pour justifier l'homologation du palpe maxillaire à un télépodite d'appendice typique.

4. *Interprétation morphologique du ciseau maxillaire. — Son rôle physiologique.* — L'interprétation du ciseau constitue, avec celle de l'hypopharynx, une des questions les plus controversées de la morphologie des Psoques. Les opinions exprimées jusqu'ici se ramènent à deux hypothèses.

a) *Le ciseau maxillaire est une apophyse n'ayant pas la valeur d'un lobe de la maxille.* — C'est l'avis de BÜRGESS (1878), encore que cet auteur reconnaisse que sa position peut faire songer à une lacinia, puis rejette cette interprétation, pour adopter la désignation de « fork » ou « pick »; SNODGRASS (1905, *non* 1927 *b*) nie tout rapport morphologique avec la maxille, et émet l'hypothèse d'une baguette hypopharyngienne détachée.

b) *Le ciseau maxillaire représente la lacinia modifiée et détachée de la maxille.* — ENDERLEIN (1903 et pass.) et BÜRNER (1904, 1929) ont contribué à défendre cette interprétation, déjà proposée par KOLBE (1880, p. 79). Actuellement, la plupart des anatomistes l'admettent ⁽¹⁾, par exemple BERLESE (1909), CRAMPTON (1922, 1926), SNODGRASS (1927 *b*, p. 9), DENIS (1928).

Toutefois, quelques entomologistes restent dans l'expectative. IMMS, dans son Textbook, ne prend pas parti. NOLAND pense que seule l'embryologie permettra de trancher la question. D'autre part, aucun autre argument que celui de sa position n'a jamais été fourni permettant d'assimiler le ciseau à une lacinia. Enfin, tous les partisans de l'homologie considèrent le ciseau comme une pièce détachée de la maxille, et les adversaires s'appuient sur cette séparation et l'absence d'articulation avec le stipes pour soutenir l'hypothèse de l'autonomie. La question, en réalité, n'a pas été abordée correctement. La plupart des auteurs, n'ayant travaillé que sur les sclérites, après avoir détaché la maxille de la capsule céphalique, ne se sont pas rendu compte que le ciseau tient réellement au tégument du stipes; et il est aussi probable que le désir de

⁽¹⁾ C'est peut-être aussi l'opinion de RIBAGA, mais son texte est d'une telle obscurité qu'on ne peut conclure avec certitude.

comparer ce ciseau à la soie maxillaire des Hémiptères a entraîné certains d'entre eux à admettre trop facilement son indépendance.

Reprenons les faits établis par l'observation :

1° Le ciseau occupe l'emplacement où l'on devrait trouver une lacinia si celle-ci existait avec sa forme habituelle ; il est en effet interne, donc proximal quant à son insertion sur le stipes, par rapport à la galea.

2° Sa partie extracéphalique possède une cavité interne (déjà signalée par BÜRGESS), communiquant avec la cavité stipitale par un orifice situé au niveau du tégument du stipes ; l'hypoderme de celui-ci se continue dans la cavité et fournit la chitine de l'extrémité distale du ciseau.

3° Sa partie proximale (enfoncée dans la cavité céphalique), est recouverte par une gaine chitinogène en continuité également avec l'hypoderme du stipes.

4° La branche antérieure du nerf maxillaire fournit un rameau tégumentaire à la cavité du ciseau, et ce rameau se détache avant celui de la galea, comme cela se produirait dans le cas d'une véritable lacinia.

5° Les muscles du ciseau reçoivent une innervation exclusivement maxillaire, *par le nerf de l'appendice*.

6° Ces muscles sont comparables à ceux d'une lacinia de maxille orthoptéroïde. Par exemple, le muscle rétracteur *R1* correspond au *flexor cranial* de la lacinia de *Dissosteira carolina* (SNODGRASS, 1928, p. 105, et fig. 40 B, 14) dont les insertions sont homologues, tandis que les protracteurs *Lp₁*, *Lp₂* et *Lp₃* sont comparables aux *flexors stipitaux* (15 b particulièrement) ; ils ont en effet la même insertion proximale sur la face externe du stipes et la même insertion distale sur le talon de la lacinia, invaginé chez le Psoque. On a là un exemple d'homologie morphologique masquée par l'absence d'homodynamie. SNODGRASS y a été trompé, qui déclare (1927 b, p. 11) qu'on ne peut homologuer les muscles mandibulaires et maxillaires des Hémiptères à ceux des autres Insectes ; et il ajoute : « aucun muscle du vertex, correspondant avec le retractor de la soie maxillaire, n'est présent chez les insectes broyeurs, sauf chez ceux qui ont un lobe maxillaire semblablement détaché. Evidemment, donc, les muscles sétaires des Hémiptères, à l'exception possible des protracteurs maxillaires, ont été développés pour les besoins spéciaux des soies ». La première partie de l'argumentation perd sa

valeur du fait que le flexor cranial de la lacinia existe chez les Aptérygotes et maints Ptérygotes ; et sa méconnaissance a entraîné l'auteur à une explication finaliste pour justifier la présence du rétracteur de la soie maxillaire des Hémiptères et des Psoques.

En définitive, on peut conclure : Le ciseau maxillaire des Psoques représente la lacinia de la maxille ; cette lacinia n'est pas détachée du stipes, mais seulement profondément modifiée ; sa région d'articulation avec le stipes est invaginée en style dans la cavité céphalique, mais elle a gardé par ailleurs ses rapports musculaires et nerveux classiques avec le corps de la maxille.

Remarquons maintenant que l'homologie de la musculature laciniale des Psoques et de la musculature des soies maxillaires des Hémiptères a été démontrée par BÖRNER (encore que cet auteur ait négligé l'étude de l'innervation). Rien ne s'oppose alors à ce qu'on étende les conclusions précédentes aux muscles des soies maxillaires des Hémiptères, contrairement à l'opinion de SNODGRASS. Comme, d'autre part, l'embryologie a démontré que ces soies apparaissent chez l'embryon des Rhynchotes sous forme d'endites de l'ébauche de la maxille, avant de se détacher de celle-ci ⁽¹⁾, on est en droit de penser que l'embryologie des Psoques, lorsqu'elle sera connue, donnera des résultats comparables.

*
* *

Une question se pose à présent. Quel usage peut faire le Psoque d'une pièce buccale aussi profondément évoluée ? La plupart des auteurs n'ont pas manqué de voir, dans cette modification, une adaptation : puisque la lacinia a la forme d'un ciseau à denture distale, puisque sa musculature lui impose des mouvements de va-et-vient, elle doit servir à couper, comme une bêche, ou à gratter, les Algues ou les Champignons microscopiques qui constituent la base de la nourriture de l'insecte. BÜRGESS, qui lui donne le nom suggestif de « pick », et ENDERLEIN ont particulièrement contribué à répandre cette opinion. PEARMAN (1928, p. 268) est le premier, à ma connaissance, qui se soit élevé contre cette interprétation ; il déclare avoir observé maintes fois des Psoques mangeant, sans avoir pu reconnaître un tel fonctionnement des « picks ». On peut

(1) HEYMONS 1899, MUIR et KERSHAW 1911, 1912.

facilement vérifier l'exactitude des affirmations de PEARMAN, en observant, à l'aide de la loupe binoculaire convenablement orientée, des Psoques placés sur une écorce; j'ai pu ainsi examiner une espèce de grande taille : *Metylophorus nebulosus*, et de plus petites : *Amphigerontia contaminata*, *Lænsia variegata*, et même de très jeunes nymphes de *Lachesilla pedicularia* L., qui, presque transparentes, m'ont donné de bons résultats malgré leur taille exiguë. Lorsque le hasard de ses évolutions place un insecte dans des conditions d'examen favorables, on peut le voir brouter les Pleurocoques de l'écorce par de vigoureux mouvements des mandibules, tandis que les ciseaux maxillaires montent et descendent, *ne touchant pas la plupart du temps le substratum*; en aucun cas, je ne les ai vus contribuer à détacher la nourriture. Il semble donc qu'on puisse considérer les laciniae des Psoques comme des organes absolument inutiles en tant que pièces de l'armature buccale, au moins chez la plupart des formes, celles dont la tête est franchement hypognathe. Il n'est pas sûr, *a priori*, qu'il en soit de même chez quelques formes prognathes, comme *Liposcelis*, *Lepinotus*; les laciniae y sont en effet relativement plus développées (ce qui d'ailleurs n'est pas une preuve de leur utilisation), et elles convergent nettement, quand elles sont projetées en avant, sous les pointes des mandibules qu'elles peuvent même largement dépasser; il n'est donc pas impossible que, dans ce cas, elles jouent un rôle perforant ou qu'elles grattent la nourriture sur le support. Il s'agit d'ailleurs ici d'une simple hypothèse, car je n'ai jamais pu observer ces insectes dans les conditions favorables. Quoi qu'il en soit, on ne peut considérer comme une adaptation morphologique à un mode de nutrition spécial l'évolution démontrée par la maxille des Psoques, évolution indiscutable si on la compare aux maxilles des autres Ptérygotes à mandibules broyeuses.

La conclusion précédente s'applique mieux encore aux Mallophages. On sait que certaines formes de ceux-ci possèdent des ciseaux maxillaires absolument comparables à ceux des Psoques (SNODGRASS, 1905), la plupart des autres n'en ayant point; or, tous les Mallophages ont les mêmes conditions d'existence, et il apparaît bien ici que les espèces sans lacinia ne souffrent aucunement de cette privation.

Est-ce à dire qu'une variation d'organe doive être considérée comme forcément inutile? Ce serait tomber dans l'exagération; nul

ne songe à nier, par exemple, que les soies mandibulaires et maxillaires des Rhynchotes constituent un appareil perforant efficace (¹). Le point sur lequel on veut insister, parce qu'il est trop généralement méconnu, c'est que « les variations morphologiques, consécutives aux variations des échanges, n'ont pas pour effet de faciliter ou d'améliorer les conditions d'existence. Par rapport à elles, les variations sont tout à fait quelconques, si même elles ne constituent pas un obstacle » (Et. RABAUD, 1932).

IV

Le labium.

1. *Description* (fig. 33). — Le labium de *Stenopsocus* commence, antérieurement et ventralement, à l'orifice des glandes labiales, orifice qui marque sa limite avec l'hypopharynx ; son plafond (face antérieure) est creusé d'une gouttière médiane qui prolonge les canaux excréteurs de ces glandes vers l'avant ; de part et d'autre de cette gouttière, il est légèrement renforcé par deux plaques concaves dans lesquelles peuvent s'emboîter exactement les faces ventrales des sclérites ovoïdes de l'hypopharynx (voir plus loin). Il s'agit vraisemblablement là d'une coaptation due à une compression mutuelle de l'hypopharynx et du labium au cours du développement.

La gouttière aboutit à un lobe conique, médian, du bord antérieur libre, constituant la *glossa gl* ; celle-ci est flanquée par les *paraglosses pgl*, lobes peu saillants et peu mobiles ; enfin, extérieurement par rapport à chaque paraglosse, on trouve un *palpe labial pl*, à un seul article court et tronqué, couvert de soies comme la paraglosse. Tous ces lobes sont portés par une plaque ventrale assez fortement sclérifiée, le *mentum Mt* (ou *palpiger*) ; un peu avant chaque palpe (proximalement), ce mentum présente une petite saillie latérale qu'on nommera *lobe prépalpifère lp* ; postérieurement, il se raccorde à une membrane molle largement développée vers

(¹) Mais pas indispensable, puisque chez l'Hémiptère *Thanmatoxena wasmanni* Bredd. et C. Börner, les soies manquent complètement, ce qui n'empêche que le rostre persiste (BÖRNER, 1904).

l'arrière où elle se confond sans limite visible avec le collum, et qui correspond au submentum et à la gula fusionnés; il n'y a pas de gula individualisée chez les Psoques, et, à ce propos, on doit remarquer que la segmentation indiquée par ENDERLEIN (1903, Tab. III, fig. 2) est tout à fait hypothétique.

L'appendice labial est rattaché au bourrelet post-occipital et aux stipes maxillaires par la même membrane gulaire; mais, dès la région de raccord avec les maxilles, cette membrane s'épaissit et forme, de chaque côté, une sorte de conduit à section semi-circulaire, qui se prolonge dorsalement, en s'amincissant progressivement, jusqu'au point d'insertion des muscles rétracteurs de l'hypopharynx sur le bourrelet post-occipital. C'est au niveau du tentorium que la section en demi-cercle est la plus nette; la membrane y est en effet renforcée extérieurement par la partie postérieure des metatentorinæ, tandis que, du côté interne, la saillie vers l'avant du sclérite latéro-cervical, entraînant les membranes gulaire et collaire à l'intérieur de la tête, accentue la courbure de la première de ces membranes. C'est encore là qu'on trouve le ligament tentorio-collaire, et l'on signalera dès maintenant que, dans l'étroit

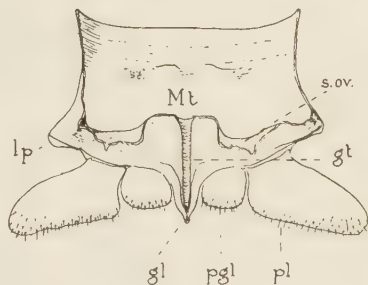


Fig. 33. — Vue antérieure du labium de *Stenopsocus stigmaticus* ♂, détaché de la capsule céphalique. — *gl* : glossa; *gt* : gouttière médiane du plafond labial; *l. p.* : lobe prépalpifère; *Mt* : mentum; *pgl* : paraglossa; *pl* : palpe labial; *s. ov.* : membrane de raccord avec le sclérite ovoïde de l'hypopharynx.

espace limité par le metatentorium, le ligament et la paroi labiale passent les muscles tentorio et pleuro-labiaux, le rétracteur du pharynx et le canal des salivaires ventrales (fig. 34); cela permet d'affirmer que, dans cette région, le domaine labial est extrêmement réduit. Cette réduction s'accroît d'ailleurs si l'on se rapproche de la face dorsale de la crête post-occipitale. Après l'insertion des rétracteurs de l'hypopharynx, on ne peut plus parler, sur le bourrelet post-occipital, que d'un tergite labial virtuel (ou presque), car tous les muscles collaires qui viennent s'y insérer ont une innervation exclusivement prothoracique, au moins apparemment.

Pour terminer cette description, il faut indiquer un sclérite en

forme de bandelette rectiligne, assez faiblement chitinisé chez *Stenopsocus*, et que j'ai retrouvé chez toutes les autres formes ailées que j'ai étudiées ; il part de l'extrémité antérieure du sclérite latéro-cervical, et se dirige obliquement, vers le haut et l'avant, pour s'arrêter à une faible distance du bourrelet post-occipital. Nous le retrouverons en étudiant le collum.

2. *Musculature labiale* (fig. 35).

1° *Musculature dorsale de l'appendice labial*. — Elle est totale-

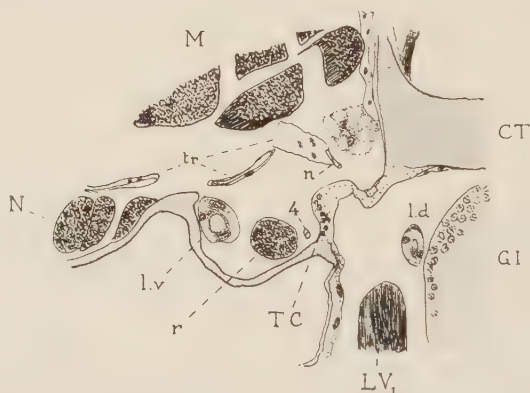


Fig. 34. — Coupe horizontale de la gouttière pleuro-labiale de *Stenopsocus stigmaticus* (côté gauche). — CT : corpo-tentorium ; GI : ganglion sous-œsophagien ; LV₁ : muscle longitudinal ventral prothoracique ; l. v. : canal de la glande labiale ventrale ; l. d. : celui de la glande labiale dorsale ; M : muscle tergo mandibulaire ; N : muscle pleuro-mandibulaire ; n : nerf trachéen du sympathique dorsal (il rejoint le nerf sympathique postérieur au coude du canal l. d.) ; r : rétracteur de l'hypopharynx ; TC : ligament tentorio-collaire ; tr : trachée ; 4 : nerf labial latéral ainsi noté (anastomose avec le nerf prothoracique 1).

ment absente, ce qui est en rapport avec la réduction, signalée précédemment, de la région tergale du segment.

2° *Musculature ventrale*. — Elle consiste en trois paires de muscles.

Muscles tentorio-mentaux proximaux (o des figures) : insérés d'une part sur la face postérieure du metatentorium, d'autre part sur la base du mentum, latéralement ; leur contraction provoque évidemment une rétraction de l'appendice ; on pourrait ainsi les nommer, avec SNODGRASS, *rétracteurs proximaux latéraux du mentum*. Ils correspondent, en effet, aux muscles notés 23 chez

Dissosteira carolina (p. 107, et fig. 40 D). Ils sont peut-être aussi homologues des rétracteurs latéraux du labium de *Grylloblatta*

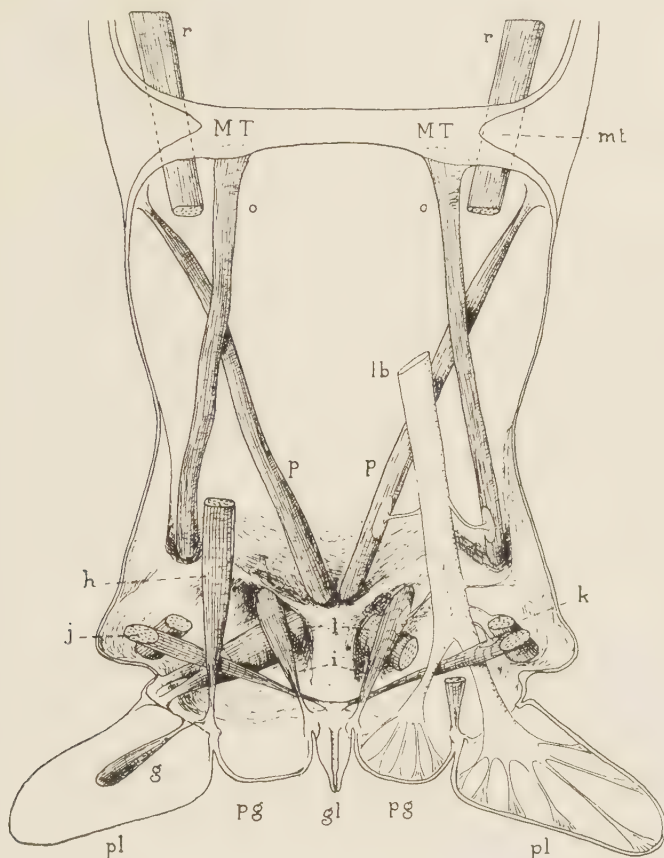


Fig. 35. — Musculature et nerfs labiaux de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution). — *g* : muscle interne du palpe ; *h* : sterno-mentaux distaux ; *i* : fléchisseurs internes de la glossa ; *j* : fléchisseurs latéraux de la glossa ; *k* : mentaux latéraux transverses ; *l* : fléchisseurs externes du palpe ; *lb* : nerf labial, montrant l'innervation des muscles labiaux (la branche du muscle de l'orifice des glandes labiales et l'organe chordotonal ne sont pas figurés) ; *MT* : metatentorium ; *mt* : metatentoria ; *o* : muscles tentorio-mentaux proximaux ; *p* : sterno-mentaux proximaux ; *r* : rétracteur de l'hypopharynx.

campodeiformis (WALKER, 1931, p. 529, 34, fig. 20), encore que l'insertion distale de ceux-ci sur le mentum se fasse plus en avant.

Muscles sterno-mentaux proximaux (*p* des figures). — Ceux-ci

naissent de la paroi labiale même, en arrière de chaque metentorina, et un peu plus ventralement (fig. 35). Ils suivent la face ventrale du labium et convergent vers le plan sagittal pour s'insérer, sur le mentum, au fond d'une dépression médiane de la base de ce sclérite. Physiologiquement, ce sont encore des rétracteurs labiaux ; on pourrait les nommer *rétracteurs proximaux médians du mentum*.

Muscles sterno-mentaux distaux (*h* des figures). — Ils semblent se détacher des sclérites ovoïdes hypopharyngiens, à l'extrémité proximale de ceux-ci. Il est d'ailleurs impossible d'affirmer ce fait, car, dans cette région, il y a un aplatissement si intense du labium que toute la musculature y est extrêmement laminée, et les observations y sont par suite très difficiles. Ce qui, toutefois, est sûr, c'est que les coupes transversales dans cette région ne montrent pas trace des muscles *h* postérieurement au point où les sclérites hypopharyngiens viennent fusionner au labium, tandis que ces muscles apparaissent dès que les sclérites sont libres. L'insertion proximale des muscles est donc, sans aucun doute, sur le bord antérieur du labium, à la limite entre l'appendice et le sternite.

Chaque faisceau musculaire reste étroitement appliqué contre la paroi labiale antérieure, puis vient s'attacher au fond du sillon séparant le palpe labial de la paraglosse voisine.

L'interprétation physiologique de tels muscles est délicate. On peut penser qu'il s'agit de rétracteurs ou de fléchisseurs distaux du labium, ou bien encore d'adducteurs du palpe labial, ou de fléchisseurs externes des paraglosses. Ces deux dernières hypothèses sont d'ailleurs peu vraisemblables, car la musculature du palpe et des paraglosses est, généralement, d'origine coxale et non sternale. Quoi qu'il en soit, dans ces divers cas, le point d'appui serait la base de l'hypopharynx.

Mais WALKER (1931) décrit, chez *Grylloblatta*, une paire de muscles tout à fait comparables au point de vue de leurs insertions (38, fig. 30 et 35), et les nomme *protracteurs de l'hypopharynx* ; le point d'appui serait ici le bord antérieur du labium, tandis que le point mobile serait le fond du pli labio-hypopharyngien. En fait, observant un jour le fonctionnement du ciseau maxillaire d'un exemplaire d'*Amphigerontia contaminata*, j'ai vu saillir brusquement l'hypopharynx, la lingua apparaissant comme un lobe brillant

turgescents ; l'insecte resta dans cet état pendant une demi-minute environ, puis, aussi brusquement, tout rentra dans l'ordre. Ceci semble indiquer que l'hypopharynx est susceptible d'un mouvement de protraction. Malheureusement, malgré plusieurs tentatives, je n'ai pu obtenir ultérieurement d'observations identiques, et il est peut-être imprudent de se baser sur un fait unique pour conclure à une fonction normale du muscle en question. Celle-ci, en définitive, reste énigmatique.

Les trois paires de muscles précédemment décrits ayant leurs insertions proximales sur des régions du sternite labial (ou de ses dépendances), on peut considérer l'article sur lequel se font leurs insertions distales comme représentant les coxæ des appendices labiaux, d'où le nom de *mentum* qui lui a été donné. Les muscles dont il va être question maintenant appartiennent, soit aux lobes de ce *mentum* : *glossa* et *paraglosses*, soit au palpe ; tous s'attachent, proximale-ment, sur le *mentum*.

3° *Musculature propre au mentum*. — On y devrait retrouver l'équivalent de la musculature intra-stipitale de la maxille ; elle est compliquée, en réalité, par des muscles dont la présence s'explique mal.

Fléchisseurs internes de la glossa (*i* des figures) : de la face interne postérieure du *mentum* à la base de la *glossa*, latéralement. Leur contraction doit provoquer un relèvement de la pointe de la *glossa*.

Fléchisseurs latéraux de la glossa (*j* des figures) : de la face antérieure du lobe prépalpifère, à la base de la *glossa*, entre les deux *paraglosses*. Leur contraction rapproche les *paraglosses* du plan sagittal, et par suite doit abaisser la pointe de la *glossa*.

Muscles mentaux-latéraux transverses (*k* des figures) : deux muscles courts, traversant la cavité labiale latéralement ; ils partent, postérieurement, des lobes prépalpifères, et s'insèrent antérieurement sur les plaques qui flanquent la gouttière salivaire. On peut les considérer comme des dépresseurs du plafond labial, la dépression qu'ils produisent pouvant provoquer une aspiration du liquide sécrété par les glandes labiales. Quoiqu'il en soit, ces muscles restent tout à fait énigmatiques, au point de vue morphologique, à moins que le plafond labial (face antérieure) appartienne au basisternum du segment ; il s'agirait alors de muscles sterno-coxaux, qui devraient être rangés dans la catégorie précédente.

4^o *Musculature du palpe*. — Elle est extrêmement réduite. On trouve :

1^o Une paire de *fléchisseurs externes* (*l* des figures), attachés sur le mentum à peu près au même niveau que les muscles *j*, mais au fond d'une dépression du sclérite, de telle sorte que les muscles *j* leur sont antérieurs. Chaque muscle s'insère, par une double tête, sur la base externe du palpe : il a donc une fonction abductrice.

2^o A l'intérieur de chaque palpe, un petit muscle *g*, dont l'insertion proximale est sur le bourrelet chitineux longeant l'articulation antérieure du palpe avec le mentum, l'insertion distale étant sur la face postérieure de l'article unique, à peu près au milieu de sa longueur. On peut se demander si ce muscle est réellement fonctionnel ; je ne lui ai pas trouvé d'innervation.

En résumé, le labium de *Stenopsocus* présente, par la réduction de ses palpes, de ses paraglosses et d'une partie de sa musculature, des caractères tout à fait particuliers. Mais il garde, à plus d'un titre, des points de ressemblance avec le labium de type orthoptéroïde (¹).

3. *Le nerf labial* (fig. 15 et 35). — Chaque nerf labial est un gros tronc qui se détache ventralement du ganglion sous-œsophagien dans la région où celui-ci est le plus bombé ventralement. Les deux nerfs descendent verticalement, en restant parallèles, en arrière des sclérites ovoïdes hypopharyngiens, puis pénètrent dans l'appendice labial ; ils forment alors l'axe d'un faisceau comprenant, antérieurement, les muscles *h* et *m* (voir paragraphe suivant : dilatateur de l'orifice des glandes labiales) ; latéralement et du côté interne, les canaux des glandes labiales ; postérieurement, le muscle *p* ; et enfin, latéralement et du côté externe le muscle *o*. C'est précisément dans cette région que l'étirement rend les observations des plus difficiles.

On voit alors se détacher de chaque nerf les filets moteurs pour les muscles *p* et *o*, puis un rameau tégumentaire externe ; un peu plus loin, le nerf moteur du muscle de l'orifice des salivaires *m* (*n*, fig. 40), puis un organe chordotonal qui va se fixer sur le tégument au pied du muscle *p* ; enfin les nerfs moteurs des muscles

(¹) Il montre en outre dans l'ordre des Psocoptères des variations assez importantes ; il possède un palpe à 2 articles chez un certain nombre de formes, et, autant que j'ai pu voir chez *Nymphopsocus*, il en résulte des dispositions musculaires différentes.

h, j, k et *i*. Au niveau du lobe prépalpifère, une bifurcation donne deux branches de diamètre important, déjà vues par RIBAGA, qui se ramifient en nombreux filets se terminant dans les cellules nerveuses des soies sensorielles des paraglosses et du palpe.

La figure d'ensemble 35 donne une idée suffisante des ramifications du nerf labial, et il est inutile d'y insister davantage.

4. **Les glandes labiales.** — Elles ont, chez *Stenopsocus* la même disposition que chez *Trichopsocus*. RIBAGA les a décrites avec quelque détail, mais n'a pas trouvé les canaux excréteurs de l'une des paires. Je résumerai brièvement les faits acquis pour fixer la topographie, mais j'insisterai sur les rapports des canaux excréteurs entre eux et avec le labium.

Il y a chez *Stenopsocus*, deux paires de glandes labiales, que je nommerai, pour ne pas préjuger leur fonction, *labiales ventrales* et *labiales dorsales* d'après leur position relative dans le thorax.

a) Les *glandes ventrales* sont deux glandes tubuleuses simples, à peu près isodiamétriques, s'étendant du milieu de l'abdomen jusqu'au bourrelet post-occipital, qu'elles ne dépassent pas en avant. Elles longent constamment le tube digestif, s'appliquant même contre l'œsophage dans la traversée du thorax (fig. 36). Au niveau du bourrelet post-occipital, chacune d'elles s'infléchit brusquement vers l'extérieur, faisant, dans le plan horizontal, un angle d'environ 90° avec sa direction primitive; puis elle se rétrécit en arrivant contre le tégument labial externe, donnant alors un canal à parois minces, dans lesquelles de grands noyaux aplatis sont visibles de distance en distance. Ce canal, étroitement appliqué contre l'hypoderme, descend le long de la gouttière pleuro-labiale, passe entre les muscles *r* (voir hypopharynx) et *p*, tout en restant externe par rapport à eux, et reçoit



Fig. 36. — Section transversale des glandes labiales de *Stenopsocus stigmaticus* dans la région antérieure du mésothorax, à la naissance des cæca ventraux des glandes dorsales. — *ao* : aorte ; *c. d.* : cæcum dorsal de la glande dorsale gauche ; *l. d.* : naissance des canaux vecteurs des glandes dorsales ; 1, 2, 3 : origine des cæca ventraux de ces glandes ; *LV* : glande ventrale gauche ; *œ* : œsophage.

un des petits nerfs labiaux latéraux ; il se dirige vers le plan sagittal après avoir dépassé le pli qui sépare le plancher collaire de la membrane gulaire, à peu près au niveau du départ des nerfs labiaux, et vient alors s'accoler au canal excréteur de la glande dorsale correspondante, en avant de celui-ci. Les deux paires de tubes ainsi constituées se rapprochent, pour se rejoindre dans le plan sagittal, de la façon suivante : les canaux des glandes ventrales, d'antérieurs qu'ils étaient, deviennent internes ; sur leur partie distale, près des orifices, viennent s'insérer deux petits muscles *m*, qui paraissent naître d'autre part à peu près au même point que les muscles *h*. Dans une note préliminaire (1933, p. 40) j'ai indiqué que ces muscles continuent une partie des fibres des rétracteurs de l'hypopharynx *r* ; des observations récentes m'obligent à mettre en doute cette affirmation ; sans être absolument catégorique, je crois que la nouvelle insertion proximale indiquée correspond seule à la réalité. Quoiqu'il en soit, les muscles en question sont des *dilatateurs de l'orifice des glandes labiales*. Quant aux canaux des glandes dorsales, qui sont devenus externes, ils s'ouvrent, au voisinage des deux autres, au fond du pli labio-hypopharyngien : ils ne paraissent avoir aucun rapport avec les muscles *m*.

Pour revenir aux glandes ventrales, les données de RIBAGA au sujet de leurs canaux excréteurs sont incorrectes. La figure 33 (Pl. V) montre les canaux des deux glandes du côté *gauche* (dorsale et ventrale) passant à *droite* du ganglion sous-œsophagien ; cela ne peut s'expliquer que si l'auteur a voulu les faire passer à l'intérieur du collier : c'est alors inexact. La figure 26 (Pl. IV) représente, à gauche, une glande ventrale s'avancant jusqu'au ganglion cérébroïde ; or, on l'a vu précédemment, cette glande ne dépasse pas, en avant, le bourrelet post-occipital ; la même figure indique, d'autre part, à droite, une glande dorsale dont le canal excréteur s'avancerait, sous le pretentorium, jusqu'au pharynx antérieur. Quant au texte, il témoigne d'idées peu précises, car on lit, p. 138, au sujet de l'orifice des canaux : « Nello spazio compreso fra la linguetta ed il corpo del labro ⁽¹⁾ viene a trovarsi intercalato un tubulo ... e del quale si può intanto avvertire subito, che rappresenta lo sbocco d'un paio delle ghiandole salivali, quelle che meriterrano più specialmente la designazione di ghiandole seri-

(¹) Labium.

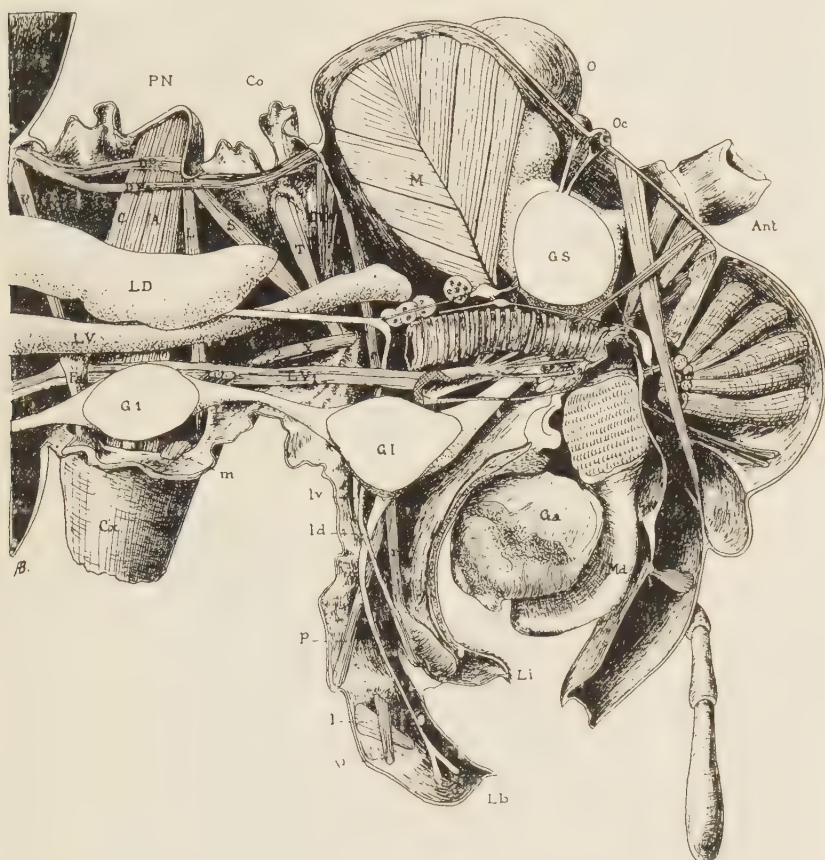


Fig. 37 — Coupe sagittale de la tête et du prothorax de *Stenopsocus stigmaticus* ♀, montrant la plupart des organes en place (d'après une préparation *in toto*); afin de ne pas compliquer la figure, la musculature stomodéale n'a pas été notée, ni le sympathique dorsal dont on reconnaîtra les principaux éléments, avec le corpus allatum et les néphrocytes céphaliques postérieurs (*corpora incerta*); comparer avec les figures 13 et 15; aorte non représentée; pharynx interrompu à la limite de la musculature circulaire. O : œil composé; Oc : ocelles; Ant : antenne (scape et pédicelle); Md : mandibule; Ga : galea; Li : lingua; Lb : labium; Co : collum; PN : pronotum; Cr : coxa de la patte antérieure; Fa : furca prothoracique; G. S. : ganglion cérébroïde; G. I. : ganglion sous-œsophagien; G₁ : ganglion prothoracique; M : muscle tergo mandibulaire; r : rétracteur de l'hypopharynx; p, i, l : muscles labiaux ainsi notés; S, T, X, DVA : muscles collaires ainsi notés (on n'a pas figuré les muscles DVL et LL); DPr et DPr : muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques; LV₁ : longitudinaux ventraux prothoraciques; U : muscle intersegmentaire tergo-furcal méso-prothoracique; L, C, m, A : muscles appendiculaires prothoraciques ainsi notés; LD : glande labiale dorsale; ld : son canal vecteur; LV : glande labiale ventrale; ld : son canal.

cipare » (glande dorsale) ; tandis que, p. 159, l'auteur déclare, pour les glandes ventrales, qu'elles « si assotigliano in un tubulo affato simile a quello dello ghiandole precedenti (dorsales), e che allo steno punto, concorre, almeno per quanto io ho potuto riconoscere ». La contradiction entre les deux phrases est évidente, et la restriction terminale indique plutôt que l'auteur n'a pas suivi, réellement, les canaux des glandes ventrales. D'ailleurs, la structure de ces canaux n'est pas du tout la même que celle des canaux des glandes dorsales, comme on va le voir.

b) *Les glandes dorsales.* — Egalement tubuleuses, elles s'étendent, comme les premières, jusqu'à l'abdomen dans lequel elles pénètrent moins profondément. Elles ont un plus grand diamètre, en même temps qu'une surface externe un peu variqueuse.

Elles s'engagent généralement dans la région dorsale de la tête, et s'attachent à la capsule céphalique par un filament apical très fin, déjà représenté par RIBAGA. Le canal vecteur de chaque glande (*l. d.*) se détache, dans le mésothorax, d'un diverticule ventral qui donne en outre, vers l'avant, trois ou quatre *cæca* plus courts et plus étroits que le cæcum dorsal *c. d.* (fig. 36 et 58, 1, 2 et 3). La figure 36 montre en particulier l'origine du canal et des tubes ventraux. Dans tout leur trajet thoracique, ces glandes sont placées dorsalement par rapport au tube digestif.

Leurs canaux excréteurs s'avancent, parallèlement à l'œsophage et à la même hauteur, jusqu'au plan du foramen occipital, se coude brusquement à angle droit et descendent vers le labium ; ils passent contre le ganglion sous-œsophagien, de part et d'autre de celui-ci, *en arrière du corpo-tentorium*, reçoivent chacun un des petits nerfs labiaux latéraux, puis s'accolent avec les canaux des glandes ventrales ; le reste a été décrit précédemment.

*
* *

La structure histologique des glandes labiales a été étudiée par RIBAGA ; j'ajouterai seulement que le cytoplasme de leurs cellules fixe énergiquement l'hémalum, la glande ventrale retenant mieux le colorant que la glande dorsale. Mais les canaux n'ont pas la même structure. Ceux des glandes ventrales ont des parois très minces, dans l'épaisseur desquelles les gros noyaux aplatis marquent des renflements. Au contraire, les parois de ceux des glandes dorsales

sont relativement épaisses ; les noyaux, moins volumineux, n'y marquent pas de saillies externes ; enfin, à partir du ganglion sous-œsophagien, la lumière des canaux présente un épaississement spiralé caractéristique (fig. 38).

Quant à la fonction respective de chaque glande, il est probable qu'elle correspond aux indications de RIBAGA, au moins chez *Trichopsocus* et *Stenopsocus* : les glandes dorsales seraient essentiel-

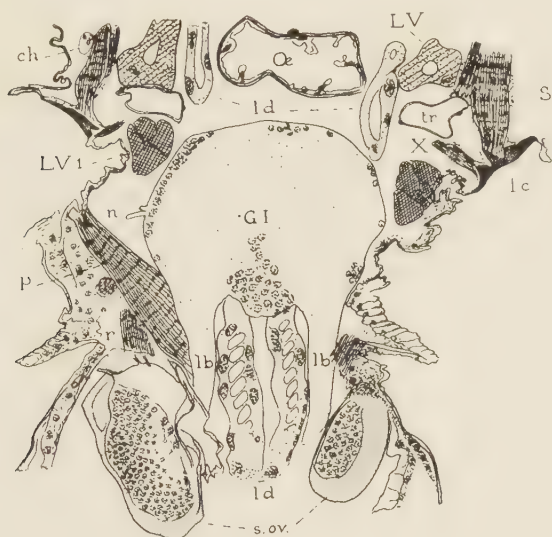


Fig. 38. — Portion de coupe transversale montrant la structure des canaux excréteurs des glandes labiales dorsales de *Stenopsocus stigmaticus*. — *ch* : organe chondotonal prothoracique antérieur ; *Gl* : ganglion sous-œsophagien ; *lb* : nerf labial ; *ld* : canaux vecteurs des glandes dorsales ; *LV* : glande labiale ventrale ; *lc* : sclérite latéro-cervicale ; *n* : nerfs labiaux latéraux ; *œ* : œsophage ; *p* : muscle sterno-mental proximal du labium ; *r* : rétracteur de l'hypopharynx ; *s.ov.* : sclérites ovoïdes de l'hypopharynx ; *tr* : trachée ; *LV1*, *S*, *T*, *X* : muscles prothoraciques ainsi notés.

lement séricigènes, tandis que les ventrales seraient des salivaires. Il ne faut d'ailleurs pas exagérer l'importance du rapport entre le développement des glandes dorsales et leur fonction séricigène ; ainsi, les mâles de *Stenopsocus stigmaticus*, qui ne tissent pas sur les pontes (mais tendent parfois quelques fils sur les feuilles), ont des glandes dorsales aussi développées que celles des femelles ; chez *Elipsocus hyalinus*, dont les adultes, pratiquement, ne tissent

pas de toiles, glandes ventrales et dorsales ont à peu près le même développement que chez *Stenopsocus* ; par contre, *Lænsia variegata*, qui ne file pas, n'a pas de glandes dorsales. Cette question des glandes labiales des Psoques présente d'ailleurs quelque intérêt, et je me propose d'y revenir plus tard.

CHAPITRE V

L'HYPOPHARYNX

On sait que ce terme désigne la région ventrale de la capsule céphalique qui s'étend entre la bouche et le labium. Chez les Insectes orthoptéroïdes, l'hypopharynx comprend généralement un lobe impair, saillant entre les mandibules et les maxilles, nommé *lingua* ; il est flanqué assez fréquemment vers son extrémité apicale par deux lobes symétriques, les *superlinguæ*, et rattaché à la paroi stomodéale par des formations chitineuses plus ou moins compliquées, que SNODGRASS nomme *suspenseurs de l'hypopharynx* ; enfin, il est renforcé latéralement par des épaissements chitineux latéraux qui se raccordent, dans sa région postérieure et ventrale, à des formations paires également sclérifiées, les *fulcræ* (ou *fulturæ*) de BÖRNER (1904), connues aussi sous le nom de *lingual stalks* ou *zungenstäbchen*. On trouve dans BÖRNER (1904), CRAMPTON (1921 a), EVANS (1921) et WALKER (1933) des descriptions comparées des principales structures de ce sclérite chez les Orthoptéroïdes et les Aptérygotes.

Chez les Psoques et les Mallophages, encore qu'il ne s'éloigne pas beaucoup, dans l'ensemble, du type précédent, l'hypopharynx présente des caractères tout à fait particuliers.

1. — Description de l'hypopharynx de *Stenopsocus* (fig. 39).

Le corps de l'hypopharynx est une *lingua* impaire saillant entre les galeæ maxillaires. L'extrémité libre de cette *lingua* se termine par deux lobes pairs arrondis, divisés chacun par une faible incisure en deux lobes secondaires : ce sont les *superlinguæ* de BÖRNER, ENDERLEIN et EVANS.

Les caractères particuliers sont les suivants :

1° Immédiatement en arrière de la bouche, se trouve un sclérite

impair, en forme d'écusson, creusé médialement, dans le plan sagittal, d'une rainure paraissant correspondre à la crête épipharyngienne qui lui fait vis-à-vis. BÜRGESS le compare, à cause de ses apophyses, à un « lady's bonnet » renversé; BÖRNER et ENDERLEIN (1905) le nomment « sclérite laryngien », et SNODGRASS (1905) « sclérite œsophagien ». Ces auteurs le considèrent comme un simple épaissement de la membrane stomodéale; on verra que cela n'est pas exact, et, pour cette raison, je me trouve dans l'obligation de le désigner autrement : il sera nommé *sclérite postoral de l'hypopharynx*.

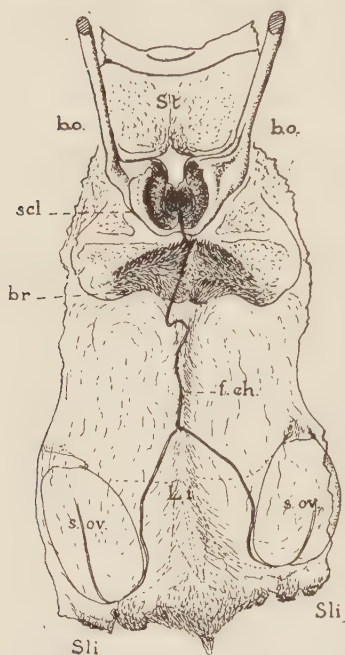


Fig. 39. — Hypopharynx de *Stenopsocus stigmaticus* vu de face. — *b. o.* : bras oraux; *br* : brosse hypopharyngienne; *f. ch.* : filament chitineux bifurqué reliant le sclérite postoral aux sclérites ovoïdes; *Li* : lingua; *scl* : sclérite postoral; *Sli* : superlingua (?); *s. ov.* : sclérites ovoïdes du plancher; *St* : paroi postérieure du stomodeum. Les pointillés représentent la limite antérieure de l'appendice labial et l'extrémité des canaux des glandes labiales. Encore que représentés en trait plein, *f. ch.* et *s. ov.* sont vus par transparence sous le tégument lingual.

Cet écusson est suivi postérieurement par une touffe d'expansions chitineuses papilliformes, la *brosse hypopharyngienne*. Antérieurement et médialement, il se prolonge par la paroi du tube digestif; latéralement, il émet une paire de bras chitineux, déjà signalés lors de la description du stomodeum; ce sont les *bras oraux de l'hypopharynx*; on a vu qu'ils aboutissent à l'extrémité des angles buccaux (fig. 11).

2° De la rainure médiane du sclérite postoral part un filament chitineux souple, creux, dirigé vers l'arrière en suivant, par dessous, le tégument de la lingua. Ce filament se divise en deux branches qui vont s'insérer respectivement aux extrémités de deux plaques chitineuses ovoïdes, simples épaissements du « plancher » de

l'hypopharynx situés de part et d'autre des canaux excréteurs des glandes labiales. Je nomme ces plaques *sclérites ovoïdes de l'hypo-*

pharynx, car je ne suis pas certain qu'elles représentent les fulcres des autres Insectes ; ou tout au moins, si elles sont vraisemblablement homologues des fulcres ⁽¹⁾ des Ptérygotes orthoptéroïdes, il n'est pas sûr que l'homologie persiste quand on passe aux Aptérygotes. Chaque sclérite se termine, postérieurement, par un apodème conique.

Il reste enfin à signaler une paire de bandes faiblement sclérifiées partant de la brosse hypopharyngienne, et même probablement du sclérite postoral, pour aboutir à la jonction du tégument hypopharyngien avec le tégument labial, à la hauteur du pli labio-hypopharyngien. Ces épaissements correspondent probablement aux *bras latéraux basaux* des Orthoptères (SNODGRASS, 1928, *w*, fig. 41 et 42 *B*), mais ils sont moins marqués.

II. — Musculature de l'hypopharynx.

1° Les muscles fronto-pharyngiens C_1 et C_2 , qui s'attachent à l'extrémité de chaque bras oral, peuvent être considérés, jusqu'à un certain point, comme appartenant à l'hypopharynx ; cela confirme l'homologie de ces bras avec les branches orales de l'hypopharynx des Orthoptères, qui donnent appui à des muscles vraisemblablement homologues, encore que les insertions frontales ne correspondent pas exactement dans les deux cas.

2° On a déjà parlé d'un ligament fibreux tentorio-hypopharyngien (p. 17). Il a été démontré que ce ligament est homologue d'une paire de muscles tentorio-hypopharyngiens sous-commissuraux existant chez *Nymphopsocus*, et innervés par la commissure post-œsophagienne. Ces muscles, qui sont pratiquement négligeables quant à leur rôle physiologique, ont une grande importance morphologique. Il en est évidemment de même pour le ligament de *Stenopsocus*.

3° Sur les apodèmes postérieurs des sclérites ovoïdes s'attachent deux longs muscles insérés d'autre part sur le bord dorso-latéral du bourrelet post-occipital ; ces muscles, notés *r*, sont desservis par la région labiale du ganglion sous-œsophagien ; ils traversent dorso-ventralement le domaine labial. On peut les nommer *rétrac-*

(1) Lorsque ceux-ci existent.

teurs de l'hypopharynx (BADONNEL, 1933) ou muscles *occipito-hypopharyngiens*.

4° Les muscles *sterno-mentaux distaux h* du labium sont peut-être aussi des muscles de l'hypopharynx, dont ils seraient les protracteurs; c'est du moins ainsi que WALKER interprète leurs homologues chez *Grylloblatta* (fig. 30 et 35, muscles notés 38).

5° Il en est probablement de même des dilatateurs de l'orifice des canaux des glandes labiales, notés *m*, qui doivent s'attacher à l'extrémité postérieure des sclérites ovoïdes, et sont desservis par un rameau du nerf labial. Notons qu'il n'y a pas ici de dilatateurs dorsaux de cet orifice comme chez *Grylloblatta*; chez ce dernier genre, ces dilatateurs naissent à la jonction des branches orales et mandibulaires de l'hypopharynx (ces dernières manquent chez les Psoques).

III. — Interprétations.

Le problème à résoudre est le suivant : que représente l'hypopharynx ? quels sont les segments qui participent à sa formation ?

Pour faciliter la compréhension de la discussion qui va suivre, il est utile de donner un aperçu des opinions qui ont été exprimées sur la valeur des diverses parties de l'hypopharynx des Psoques. Deux points doivent particulièrement retenir l'attention : d'une part, le sclérite postoral, comme on l'a vu, est considéré comme un simple épaississement du stomodeum (c'est l'avis de tous les auteurs); d'autre part, le désaccord règne pour l'interprétation des sclérites ovoïdes. Pour BÜRGESS (1878), SNODGRASS (1905), NOLAN (1924), il s'agit de glandes linguales, dont les canaux excréteurs ne sont autres que les filaments chitineux creux qui se détachent de leur extrémité apicale. RIBAGA, EVANS (1921) et moi-même (1933) avons nié la nature glandulaire de leur épithélium interne. Pour d'autres raisons, ENDERLEIN et BÖRNER partagent cette dernière opinion. Ces auteurs, et après eux EVANS, ont cherché à donner des sclérites ovoïdes une interprétation morphologique. En 1903 (*b*) ENDERLEIN les assimile d'abord aux *paraglossæ* (= superlinguæ) de l'hypopharynx du Collembole *Sminthurus*, mais en 1905 il reconnaît son erreur et se range à l'opinion de BÖRNER. Avec cet auteur (1904), suivi par EVANS, on a pour la première fois une

explication morphologique de l'hypopharynx des Psoques; comme elle sera réfutée plus loin, il est indispensable de la résumer. BÖRNER, après HANSEN et FOLSOM, a été l'un des protagonistes de la théorie maxillulaire de l'hypopharynx. Pour lui, cette formation représente la paire d'appendices d'un métamère intercalé entre les segments mandibulaire et maxillaire, et correspondant au segment de la première maxille (= maxillule) des Crustacés; la maxille

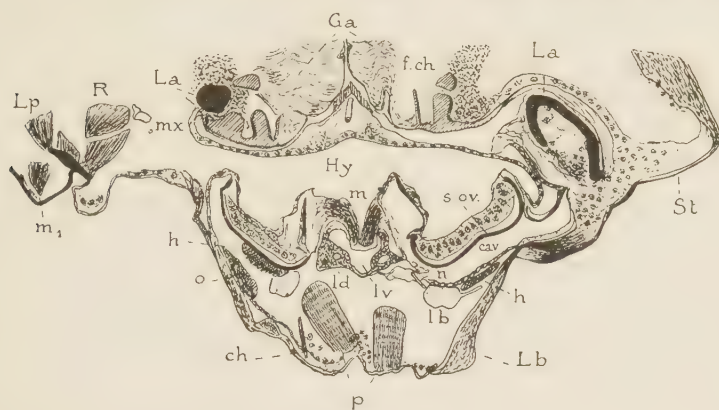


Fig. 40. — Portion de coupe horizontale de la tête de *Stenopsocus stigmaticus*, à travers le labium, l'hypopharynx et la région postéro-latérale du stipes maxillaire. — cav : cavité entre le sclérite ovoïde de l'hypopharynx et le labium; ch : organe chordotonal; f. ch. : filament chitineux de l'hypopharynx; Ga : galea maxillaire; Hy : hypopharynx; lb : nerf labial; l. d. : canal des glandes labiales dorsales; l. v. : celui des glandes dorsales; La : lacinia maxillaire; Lb : labium; Lp : protracteurs laciniaux; m : muscle de l'orifice des glandes labiales; n : son nerf moteur; m₁ : muscle du palpe maxillaire; mx : nerf maxillaire (branche postérieure dorsale); R : muscles tentorio-stipitaux; St : stipes; s. ov. : sclérite ovoïde de l'hypopharynx; h, p, o : muscles labiaux ainsi notés.

insectienne correspondrait ainsi à la deuxième maxille crustacéenne ⁽¹⁾. Etudiant alors l'hypopharynx du Psocide *Reuterella helvimacula* End., il conclut aux homologues suivantes : les sclérites ovoïdes, qu'il considère comme représentant les fulcres d'un hypopharynx orthoptéroïde, sont les *subcoxae* des maxillules tandis que les superlinguæ sont les *coxae* des mêmes appendices;

⁽¹⁾ On trouvera dans le travail de DENIS (p. 255 et sq.) une excellente revue des différentes théories émises sur l'hypopharynx.

il trouve même à chacune un lobe externe et un lobe interne correspondant aux endites de la maxillule crustacéenne, ou aux lobes des superlinguæ de *Machilis*, par exemple.

a) *Le sclérite postoral et ses dépendances.* — En étudiant les rapports du sclérite avec les régions voisines, on constate qu'il est adjacent à l'angle postéro-interne de la mandibule, celui où s'attache l'apodème d'insertion du puissant adducteur mandibulaire. D'autre part, les *bras oraux* sont des épaisissements de la membrane reliant l'ouverture stomodéale aux bords internes des mandibules. Donc, on est en droit de penser que le sclérite postoral est une portion du sternite mandibulaire ⁽¹⁾ correspondant probablement au furci-sternum, puisque les appendices du segment lui sont antérieurs.

Mais c'est en avant de lui que s'attache le ligament tentorio-hypopharyngien, homologue des muscles tentorio-hypopharyngiens de *Nymphopsocus* que leur innervation conduit à attribuer à un métamère antérieur au mandibulaire. Quel est ce métamère? Suivant les vues classiques, c'est le tritocérébral; cependant, DENIS attribue les muscles superlinguaux d'*Anurida*, homologues des précédents par leur position et leur innervation, à un segment supplémentaire qu'il intercale entre le tritocérébral et le mandibulaire, et qu'il nomme segment rostral ou superlingual. Il n'est pas du tout certain qu'on puisse étendre aux Ptérygotes les conclusions de DENIS quant à l'existence de ce segment, mais la similitude des architectures musculaire et nerveuse des régions postorales de *Nymphopsocus* et d'*Anurida* ne permet pas non plus de rejeter ces conclusions *a priori* : aussi, on admettra que la région d'insertion du ligament de *Stenopsocus* représente un rudiment de sternite tritocérébral *sensu lato*, le domaine tritocérébral ayant pu annexer le segment rostral, si celui-ci a jamais existé chez les Ptérygotes. Il n'est d'ailleurs pas impossible que ce rudiment sternal s'étende plus en avant encore, jusqu'à l'insertion de la paire la plus ventrale des muscles tentorio-pharyngiens qui sont, eux aussi, desservis par la commissure post-œsophagienne; on a vu (p. 48) que l'innervation de l'hypoderme de cette région est, en outre, très particulière : elle est fournie par une paire de petites masses ganglionnaires

(1) Cela confirme l'hypothèse que SNODGRASS avance dubitativement, au sujet des bras suspenseurs de l'hypopharynx de *Dissosteira* (1928, p. 48).

reliées aux cornes labro-frontales (tritocérébrales s. l.), par une paire de très petits nerfs.

Il reste à préciser la nature des *branches orales* de l'hypopharynx. Comme elles aboutissent à des muscles frontaux (à innervation tritocérébrale), leur extrémité distale peut être attribuée au domaine tritocérébral. Mais elles traversent une membrane sternale mandibulaire, et s'attachent au sclérite postoral qui est, lui aussi, mandibulaire ; elles paraissent donc représenter des épaississements intersegmentaires, et leur signification morphologique reste douteuse.

b) *Les sclérites ovoïdes*. — Il faut, une fois pour toutes, en finir avec la légende de leur nature glandulaire. Les cellules qui les tapissent intérieurement ne diffèrent en aucune façon des éléments hypodermiques des pièces buccales ; leur identité avec ceux de l'épipharynx est, en particulier, frappante. En outre, et il est étonnant que personne n'y ait songé, la cavité de ces prétendues glandes n'est qu'un diverticule de la cavité générale de l'hypopharynx ; les produits d'excrétion des cellules diffuseraient donc directement dans le liquide sanguin, et l'on se demande quel rôle joueraient les pseudo-canaux excréteurs ; mieux encore, ceux-ci permettraient l'écoulement du sang à l'extérieur s'ils étaient ouverts à leurs extrémités. NOLAND (1924) fournit en faveur de la nature glandulaire des cellules l'argument suivant : les noyaux sont très grands par rapport aux corps cellulaires, et renferment un nucléole ; or, tous les noyaux hypodermiques et nerveux renferment un tel nucléole. D'ailleurs, la figure donnée par l'auteur (3, pl. IV) laisse supposer qu'il a représenté en réalité des cellules du corps gras, qui occupe en effet une grande partie de la cavité du sclérite.

Revenons maintenant à la théorie maxillulaire de BÖRNER. Si nous l'acceptons, les sclérites ovoïdes représentent les subcoxæ d'appendices antérieurs aux maxilles ; mais nous sommes alors conduits à attribuer à ces subcoxæ une musculature labiale, desservie par des nerfs labiaux ; l'absurdité est manifeste, et la conclusion immédiate : les sclérites ovoïdes du plancher de l'hypopharynx des Psoques ne sont pas des articles d'appendices maxillulaires. Remarquons alors que s'ils sont réellement homologues, comme le veut BÖRNER (et comme c'est probable), des fulcras hypopharyngiens des autres Ptérygotes orthoptéroïdes, il faut étendre à ceux-ci la conclusion précédente.

Que représentent ces sclérites ? Deux hypothèses sont possibles, suivant la manière dont on comprend les muscles rétracteurs de l'hypopharynx.

1° On peut considérer ces muscles comme exclusivement labiaux (¹); les sclérites sur lesquels ils s'insèrent ventralement sont alors une portion du sternite labial, constituant le basisternum, qui, on le sait, est antérieur à l'appendice du segment. Les faits suivants parlent en faveur de cette interprétation : 1) les canaux des glandes labiales sont compris, sur une certaine longueur, entre les deux sclérites ; 2) les muscles dilatateurs de l'orifice de ces canaux paraissent s'insérer, proximalelement, à l'extrémité postérieure des sclérites ; 3) c'est encore du même point que semblent partir les muscles *h*, qui sont exclusivement labiaux. Toutefois, il faut remarquer qu'une indécision subsiste au sujet de l'insertion de ces muscles.

Si l'on accepte cette interprétation, les sclérites ovoïdes ne sont pas homologues des fulcres des Collembolés, qui, d'après DENIS, ont une musculature maxillaire.

2° On peut aussi considérer les muscles rétracteurs *r* comme intersegmentaires, c'est-à-dire labio-maxillaires, leur insertion dorsale étant labiale (bourrelet post-occipital), et leur insertion ventrale maxillaire. Les sclérites appartiendraient alors à la partie postérieure du sternite maxillaire, c'est-à-dire au furcisternum. Cette hypothèse, qui ne s'impose pas *a priori*, est suggérée par l'existence, dans le thorax, de muscles intersegmentaires tout à fait analogues (voir muscles notés U); chacun est innervé par une petite branche détachée, de l'intercalaire correspondant, dans une région d'où partent aussi de petits nerfs pour le tégument, les glandes labiales, les trachées, ce qui fait penser au petit bouquet de nerfs labiaux latéraux. Toutefois, il devient impossible de conserver cette hypothèse si les muscles de l'orifice des glandes labiales et les muscles *h* se détachent vraiment des sclérites ovoïdes.

c) *La lingua et les superlinguæ*. — L'interprétation de la lingua ne présente aucune difficulté ; intercalée entre un sclérite mandibulaire et une portion sterno-labiale (ou sterno-maxillaire) de l'hypopharynx, elle représente forcément le sternite maxillaire, en totalité

(¹) Ce seraient des muscles dorso-ventraux, homologues, par exemple, des muscles K mésothoraciques ; leur innervation par un nerf labial latéral est compatible avec cette hypothèse.

ou en partie ; elle est d'ailleurs séparée de chaque galea par une profonde incisure, au fond de laquelle le tégument du stipes maxillaire et de l'hypopharynx sont en continuité.

Or, les « superlinguæ » terminent distalement la lingua. On est donc conduit à les considérer comme des lobes du sternite maxillaire. Aucun fait anatomique n'a été trouvé, qui permette de considérer ces lobes comme des rudiments d'appendices. Les seuls muscles de *Nymphopsocus* qu'on puisse regarder comme homologues des muscles superlinguaux du Collembole *Anurida* s'insèrent bien antérieurement, en avant du sclérite postoral, qui est une portion du sternite mandibulaire. Aussi, au moins en ce qui concerne les Psoques, je pense qu'il n'y a probablement aucune homologie entre les lobes apicaux de la lingua et ce qu'on nomme superlinguæ chez les Aptérygotes ; si l'on veut infirmer cette conclusion, il faudra fournir d'autres arguments que ceux tirés de la comparaison de sclérites.

Pour terminer, un mot du cordon chitineux bifurqué qui va du sclérite postoral aux sclérites ovoïdes (*Chitinfäden* de BÖRNER et ENDERLEIN). Il provient très vraisemblablement d'une invagination du sternite maxillaire, et correspond, comme le dit BÖRNER, à « l'échafaudage chitineux interne » du plafond hypopharyngien des Dermaptères.

Le tableau I page 106 résume les interprétations précédentes.

TABLEAU I. — L'hypopharynx de *Stenopocus*.

Parties de l'hypopharynx	Musculature	Innervation	Interprétations	
			A	B
Région stomodéale de l'hypopharynx	Ligament tentorio-hypopharyngien, homologue de muscles existant chez <i>Nymphopocus</i> .	<i>Tégument</i> : par deux ganglions terminant des nerfs issus des racines labro-frontales. <i>Ligament</i> : par la commissure post-œsophagienne.	Sternitetrifocérébral <i>s. l.</i>	Id.
Branches orales.	A l'extrémité distale insertion des muscles fronto-pharyngiens rétracteurs des angles buccaux.	<i>Muscles</i> : par le nerf frontal latéral, issu du ganglion frontal.	Apex : tritocérébral (?) Corps : mandibulaire.	Id.
Sclérite postoral (= œsophagien ou pharyngien <i>auct.</i>).	Néant.	?	Sternite mandibulaire.	Id.
Brosse hypopharyngienne.	Néant.	(limite non précisée)		
Lingua et « superlinguæ »		?	Basisternum maxillaire.	Sternite maxillaire.
Sclérites ovoïdes (= <i>fulguræ</i> de BÖRNER, <i>lingual glands</i> de BÜRGESS, etc.).	Rétracteurs de l'hypopharynx (?) (occipito-hypopharyngiens). ? Dilatateurs de l'orifice des glandes labiales (<i>m.</i>). ? Sterno mentaux distaux (<i>ll.</i>).	Par un petit nerf latéral détaché de la région labiale du g. s/œsophagien. Par le nerf labial. Par le nerf labial.	Furcisternum maxillaire.	Basisternum labial.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE DU THORAX

Le prothorax de *Stenopsocus stigmaticus*, comme celui de tous les Psoques à ailes normalement développées, est caractérisé par sa réduction considérable, accentuée encore par l'énorme développement du tergum métathoracique. Celui-ci forme en effet vers l'avant une gibbosité qui atteint le bord postérieur de la tête, cachant ainsi, non seulement le prothorax, mais encore la plus grande partie du collum, lorsqu'on observe la face dorsale de l'insecte. C'est d'ailleurs ce fait qui donne aux Psoques ailés leur silhouette si caractéristique.

Le squelette externe du prothorax de *Trichopsocus dalii* a été décrit par RIBAGA, mais les données de cet auteur ne correspondent pas aux conceptions modernes sur la sclérification du tégument thoracique des Insectes. CRAMPTON (1926, p. 221 et fig. 50) donne par contre pour *Psocus sp.* une description qui s'accorde avec ce que j'ai observé chez *Stenopsocus*.

Les sclérites méso et métathoraciques sont mieux connus ; ceux des tergites ont été décrits et figurés plusieurs fois par les psocidologistes (RIBAGA, 1901 ; ENDERLEIN, 1903, fig. 1, Tab. III et p. 121 ; BALL, 1926, Pl. I, fig. 5). SNODGRASS (1927, p. 29, fig. 14) donne une figure très claire et une interprétation des plaques méso et métapleurales de *Psocus venosus*. Je me bornerai donc à résumer ce qui est déjà connu, afin de fixer la nomenclature et d'éclaircir les descriptions qui s'appuieront sur la morphologie externe.

Enfin, RIBAGA a étudié le squelette interne, la musculature et le système nerveux du thorax de *Trichopsocus* ; il y a peu à reprendre relativement au squelette interne, mais la description des mus-

cles, incomplète et souvent imprécise, était à reviser. Quant à l'étude du système nerveux, elle est réduite, dans le travail de l'auteur italien, à l'indication des ganglions, d'une paire de nerfs pour chaque paire de pattes, et de deux paires de nerfs alaires, d'ailleurs inexactement représentés.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE

I

Le squelette externe du prothorax.

a) *Sclérites collaires*. — Le prothorax est relié à la tête par le *collum*, région limitée par un tégument de chitine molle fortement plissée. C'est la zone d'articulation entre la tête et le thorax. Ce collum est renforcé par des sclérites, les *plaques collaires* ou *cervicales* (CRAMPTON), qui forment deux chaînes ventro-latérales, une de chaque côté du corps ; une chaîne comprend typiquement trois plaques, nommées respectivement *précervicale*, *latéro-cervicale* et *post-cervicale* par CRAMPTON. Chez *Psocus*, cet auteur n'a pas trouvé la plaque précervicale ; il existe pourtant, comme on va le voir, un sclérite collaire antérieur, dont l'interprétation sera tentée plus loin ⁽¹⁾.

1° *Sclérite collaire antérieur*. — Chez l'espèce étudiée, dont les téguments sont peu fortement sclérifiés, on trouve une baguette chitineuse très étroite et de faible relief, partant du bourrelet post-occipital (qu'elle ne touche pas) et se dirigeant vers le bas et l'arrière, pour se terminer un peu en avant de l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale (fig. 5, sclérite non noté, en avant de *lc*). Cet épaississement se voit assez difficilement de l'extérieur, à cause du plissement du tégument ; on l'observe mieux sur des préparations traitées par la potasse. On le retrouve chez toutes les autres espèces de *Psoques* ailés.

2° *Plaque latéro-cervicale* (*l. c.*). — C'est une lame chitineuse étroite, dirigée parallèlement à l'axe du corps lorsque le collum est

⁽¹⁾ Disons dès maintenant qu'il n'est peut-être pas homologue de la plaque précervicale.

complètement déplié ; habituellement, elle est franchement oblique, dorso-ventralement, par rapport à cet axe, par suite de la traction exercée sur sa partie antérieure par les muscles collaires. Le ligament tentorio-collaire s'insère sur son extrémité antérieure (ou au voisinage). Elle s'étend, en arrière, jusqu'à une faible distance du trochantin prothoracique. Chez *Stenopsocus*, elle se termine là en s'appuyant sur l'extrémité ventrale du sclérite suivant. Celui-ci est une baguette dirigée obliquement vers le haut et l'arrière, en avant du trochantin, et soudée par son extrémité dorsale à l'angle antéro-ventral de l'épisternum. Son bourrelet antérieur est interprété par CRAMPTON (*loc. cit.*) comme représentant la plaque post-cervicale. Le relief est trop faible chez *Stenopsocus* pour qu'on puisse supposer une soudure de deux sclérites là où il n'y en a probablement qu'un seul. Je pense donc qu'il s'agit seulement de la plaque nommée *pont précoxal* par CRAMPTON, et que l'existence du troisième sclérite collaire (post-cervical) ne peut être démontrée. Ou bien ce sclérite n'existe pas, ou bien il a été intimement fusionné avec l'un ou l'autre de ses voisins au cours du développement.

b) **Sclérites prothoraciques s. str.** (fig. 3 et 41).

1° *Sclérites tergaux*. — Le protergum, ou pronotum *PN* est réduit à un arc transversal étroit, et se continue latéralement, sans discontinuité, par les épaississements pleuraux.

2° *Sclérites pleuraux*. — Prolongeant le pronotum comme il vient d'être dit, on trouve antérieurement l'*episternum* (*Es*), et postérieurement l'*epimerum* (*Em*), séparés par un bourrelet, la *suture pleurale* (*s*). Celle-ci est terminée, du côté ventral, par le *processus coxal* (*pcx*), qui porte le condyle d'articulation avec la coxa de la patte correspondante ; en arrière de ce condyle se trouve en outre une petite fossette qui reçoit la tête articulaire du bord dorsal de la hanche.

L'épisternum se continue ventralement, en avant de la coxa antérieure, par un sclérite déjà signalé, le *pont précoxal* (*Prcx*) ⁽¹⁾. Enfin, entre ce pont précoxal et la hanche, on trouve un arc chitineux étroit, libre à ses deux extrémités : le *trochantin* (*Tr*).

3° *Sclérites sternaux*. — Ils sont réduits, mais cependant bien visibles (fig. 43). Les hanches antérieures, très rapprochées du plan sagittal (beaucoup plus que l'indique la figure de CRAMPTON), sépa-

(1) ou *antecoxxa*.

rent nettement un *basisternum* (*Bs*) antérieur, d'un *furcisternum* (*Fs*) postérieur. Le bourrelet de séparation des deux sclérites se trouve dans la région où les hanches sont le plus rapprochées; mais, d'un autre côté, l'invagination furcale, qui marque la limite entre les sclérites, se trouve ici en arrière des pattes antérieures. Il faut donc admettre, pour accorder ces deux données, que le *furcisternum* a la forme d'une plaque triangulaire, dont le sommet est dirigé vers l'avant.

Il n'y a pas de *postfurcisternum*, mais on trouve une *spina* rudimentaire, sur laquelle je reviendrai plus loin.

II

Squelette externe des méso et métathorax.

La terminologie employée est la nomenclature moderne, telle que l'ont fixée les travaux de l'école américaine (cf. CRAMPTON, 1909 et SNODGRASS, 1927). Le lecteur voudra bien se reporter aux figures qui illustrent l'énumération suivante.

Nomenclature des sclérites tergaux ptérothoraciques et des sutures qui les séparent (fig. 41 et 42).

Precosta (*Pc*, fig. 45, 47, 49). — Dans le mésothorax, porte les lames endophragmatiques sur lesquelles s'insèrent les muscles intersegmentaires *U*; dans le métathorax, se soude au mésothorax pour former le *postnotum* (*PoN*), et se prolonge à l'intérieur par le mesophragma.

Prescutum. — Invisible dans le mésothorax, existe entre le mesotergum et le metanotum.

La *suture antecostale*, qui sépare *precosta* et *prescutum*, n'est visible que latéralement, entre le *postnotum* du mésothorax et l'épimère mésothoracique.

Scutum. — Trilobé dans les deux segments; le lobe antérieur médian est l'*antedorsum* (*Ad*), les lobes postérieurs, latéraux, se nomment *dorsum* (*D*). Les *sutures parapsidales* (*par*) séparent l'*antedorsum* des lobes latéraux.

Scutellum (*Scl*). — Dans les deux segments, c'est un petit écusson médian postérieur, relié au bord de l'aile par la *corde axillaire* (*AxC*); il est séparé du scutum par la *suture scuto-scutellaire* (*ss*).

Postnotum (*PoN*). — Pour le mésothorax, c'est la precosta métathoracique; pour le métathorax, c'est la precosta du premier segment abdominal.

Nomenclature des sclérites pleuraux ptérothoraciques (fig. 41).

Sclérites tergo-pleuraux. — Dans le mésothorax, une lame rectangulaire *Tpl* recouvre la face antéro-latérale; RIBAGA la con-

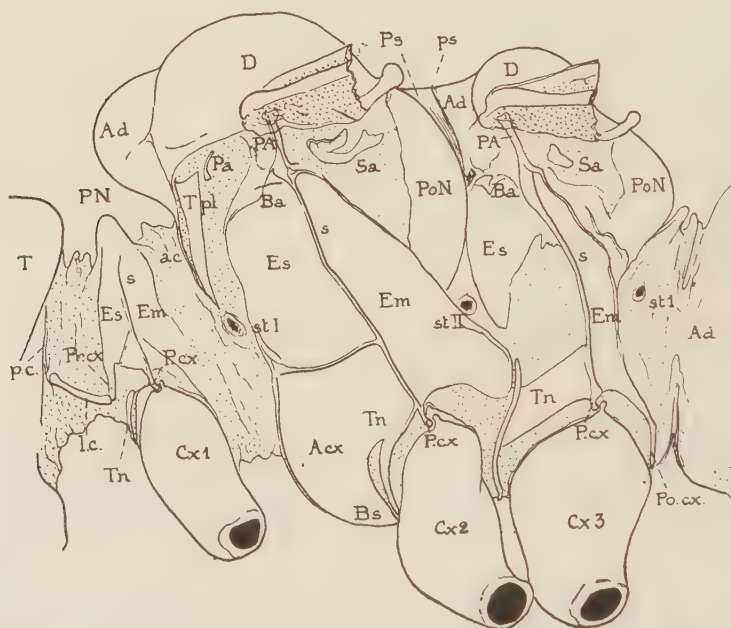


Fig. 41. — Vue de profil, côté gauche, du thorax de *Stenopsocus stigmaticus* (parties membraneuses ponctuées). — *Em* : épimères; *Es* : episterna; *Cx*₁, *Cx*₂, *Cx*₃ : hanches antérieure, intermédiaire et postérieure; *l. c.* : sclérite latéro cervical; *p. c.* : sclérite collaire antérieur; *Pr. cx.* : pont précoxal prothoracique; *st I*, *st II*, *st I* : stigmates méso et métathoracique, et premier stigmatite abdominal; *Tn* : trochantin.

Pour les sclérites méso et métathoraciques, consulter en outre les nomenclatures, pages 111 et seq. — *Ad* : abdomen; *T* : tête.

Nota : la région membraneuse entre les pro et mésothorax est étirée, par suite de la disparition des muscles longitudinaux.

sidère à tort comme prolongeant la pleura prothoracique ; n'existe pas dans le mésothorax.

En arrière, un petit sclérite *Pa*, qu'on nommera *sclérite préalaire*. Ce sclérite est soudé à l'épisternum dans le mésothorax.

Sclérites eupleuraux. — Les *anapleurites* comprennent : Antérieurement, l'*episternum* (*Es*) dorsal, et l'*antecoxa* (*Acx*) ventrale. Dans le mésothorax, l'*episternum* est soudé au trochantin par une suture nette ; dans le métathorax, il est réduit, et relié au trochan-

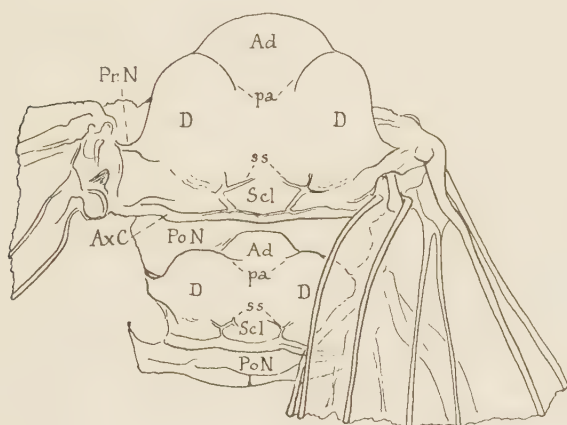


Fig. 42. — Vue dorsale des tergites méso et métathoraciques de *Stenopsocus stigmaticus*. — *AD* : antodorsum ; *AxC* : corde axillaire ; *D* : dorsum de chaque scutum ; *PoN* : postnotum ; *PrN* : processus notal alaire antérieur ; *pa* : sutures parapsidales ; *Scl* : scutellum ; *ss* : suture scuto-scutellaire (Aile postérieure gauche enlevée).

tin par une membrane molle. L'*antecoxa* mésothoracique, très développée, est soudée au basisternum et au trochantin ; elle n'existe pas dans le métathorax.

Postérieurement, l'*epimerum* (*Em*) dorsal, fusionné dans les deux segments au postnotum, et la *postcoxa* (*Po.cx*), qu'on trouve seulement dans le métathorax sous forme d'une bande chitineuse étroite.

Episternum et epimerum sont séparés par la *suture pleurale* (*s*), qui se termine dorsalement par le *processus pleuro-alaire* (*PA*), et ventralement par le *processus coxal* (*Pcx*).

Outre les anapleurites, on trouve un *trochantin* (*Tn*), soudé à l'épisternum et à la suture pleurale dans le mésothorax, et séparé de l'épisternum dans le métathorax.

Sclérites alaires. — Le *sclérite basalaire* (*Ba*) est soudé à l'épisternum dans les deux segments, tandis que le *sclérite subalaire* (*Sa*) est complètement libre.

Au sujet des sternites, j'insisterai seulement sur leur réduction considérable ; à part le basisternum mésothoracique, largement développé entre les hanches pro et mésothoraciques, et soudé au pont précoxal du métathorax, les autres sclérites sternaux ne sont reconnaissables que par les insertions ventrales des *furcæ*. La figure 43 en donne une vue interne.

Quelques remarques relatives aux sclérites pleuraux sont nécessaires.

1° La grande lame tergo-pleurale mésothoracique antérieure *Tpl* paraît être une conséquence du développement énorme du méso-scutum ; elle n'est que le résultat de la sclérification de la membrane pleurale distendue par ce développement ; elle ne donne appui à aucun muscle. D'autre part, le petit sclérite préalaire *Pa*, isolé au milieu d'une aire pleurale membraneuse, est la base d'un petit faisceau de muscles alaires ; sa présence est donc liée à l'existence de ces muscles. Il ne faut donc pas considérer les sclérites tergo-pleuraux comme ayant la même valeur que ceux des Protoures (cf. SNODGRASS, 1927, p. 23), mais bien comme des formations d'origine secondaire.

2° Le sclérite basalaire *Ba* est soudé à l'épisternum, et n'est reconnaissable que par la lame interne sur laquelle s'insère le muscle coxo-épisternal (ou coxo-basalaire). Cette lame est reliée à la base antérieure de l'aile par un épaissement ligamentaire de la paroi pleurale.

3° Le sclérite subalaire *Sa*, indépendant, émet lui aussi un apodème interne pour l'insertion du muscle coxo-épiméral. Dans le mésothorax cet apodème porte lui-même un prolongement ventral perpendiculaire qui sépare les deux faisceaux du muscle précédent, et à l'extrémité distale duquel s'attache un muscle grêle.

Le sclérite subalaire se prolonge vers l'arrière par une sclérifica-

tion arquée de la paroi pleurale (*ll'*, fig. 54), à convexité ventrale, qui se continue jusqu'à l'extrémité ventrale de la 3^e axillaire de la base alaire (voir plus loin : *sclérites alaires*); il est relié à cette axillaire par un ligament; par contre, je n'ai trouvé aucune liaison du même ordre avec la 2^e axillaire.

CHAPITRE II

LE SQUELETTE INTERNE

I

Prothorax.

a) *Endosternum* ou *furca* (fig. 43 et 45). — Du bord antérieur de chaque plaque du furci-sternum, une baguette chitineuse pénètre à l'intérieur du corps, pour former une branche de la furca. Cette branche s'élève en obliquant un peu vers l'extérieur, s'élargit légèrement, et se termine à hauteur de l'articulation de la hanche avec la suture pleurale par une tête aplatie, à bords arrondis. En coupe, les branches de la furca paraissent pleines, mais on se rend compte facilement qu'il s'agit en réalité d'un tube à lumière virtuelle ; il reste donc une trace de l'invagination qui leur a donné naissance.

b) *Endopleurite* (fig. 43 et 45). — Au lieu de la crête interne qui correspond généralement à la suture pleurale, on trouve chez *Stenopsocus* une formation plus compliquée. C'est une invagination chitineuse du tégument dont les deux feuillets se sont accolés à peu près complètement, de telle sorte que la lumière est, ici encore, virtuelle, et que la fossette marquant l'origine externe est comblée. La base de la lame ainsi formée va du milieu de la suture pleurale à l'extrémité antéro-ventrale de l'episternum : il s'agit donc bien d'un endopleurite, mais d'origine plus complexe que d'ordinaire. De plus, cet endopleurite s'enfonce dans le prothorax, obliquement et vers l'arrière, en se rétrécissant, et sa tête va se souder à l'extrémité antérieure de la branche furcale du même côté. On a ainsi un arc chitineux plein qui traverse le prothorax du bord ventral de l'episternum au bord antéro-latéral du furcisternum ⁽¹⁾.

(¹) Dans d'autres cas, par exemple chez *Lænsia variegata*, *Lachesilla pedicularia* L., l'invagination a donné un véritable tube chitineux qui se soude au tube de la branche furcale correspondante, en donnant un canal continu.

II

Ptérothorax.

a) *Les endophragmes* (fig. 45). — 1° Le bord antérieur du mésotergum (*precosta*) se prolonge latéralement, et intérieurement, par une petite crête interne (*Pc*), sur laquelle s'insèrent les muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques : c'est la *crête antécostale mésothoracique* ; elle correspond à un petit mésophragme antérieur, mais les muscles longitudinaux dorsaux mésothoraciques ne prennent pas appui sur elle.

2° Entre le méso et le métathorax, le postnotum mésothoracique se prolonge par une lame interne, sur laquelle s'attachent les extrémités distales des muscles longitudinaux dorsaux et de quelques dorsaux obliques du mésothorax : c'est le deuxième phragma thoracique ou *mesophragma* (*Ms Ph*). Encore qu'il soit incorporé étroitement au mésothorax, on sait que, morphologiquement, il appartient au métathorax dont il représente la crête antécostale (SNODGRASS, 1927). On trouvera plus loin, à l'occasion de l'étude de la musculature somatique du thorax, un argument anatomique sérieux en faveur de cette interprétation.

3° Entre le métathorax et le premier segment abdominal, un dernier endophragme donne appui aux muscles dorsaux métathoraciques, et à des muscles dorsaux abdominaux. C'est le *metaphragma* (*Mt Ph*) ou 3° phragma thoracique. Morphologiquement, il dépend du 1^{er} tergite abdominal.

a) *Les endopleurites*. — Ils sont peu marqués. Aux sutures pleurales, correspondent des crêtes internes faiblement saillantes, les *crêtes méso* et *métapleurales* ; elles servent de points d'attache à quelques muscles des pattes et des ailes. Chacune se termine dorsalement par le processus pleuro-alaire.

b) *Les endosternites* (fig. 43, 44 et 45). — Les furcæ méso et métathoraciques paraissent plus complexes que la furca prothoracique, à cause des rapports qu'elles contractent avec des formations chitineuses qu'on doit considérer comme correspondant aux spinæ intersegmentaires. On sait que, typiquement, la musculature longitudinale ventrale d'un segment s'insère sur les plis intersegmentaires (ou antecostaux) qui séparent ce segment de ses voisins. Mais

cette disposition ne s'observe que rarement, chez des formes dites primitives, ou chez des larves. Le plus souvent, l'antecosta ventrale n'est pas reconnaissable, et les muscles ventraux s'attachent sur un apodème impair médian, la *spina*; enfin, et c'est le cas

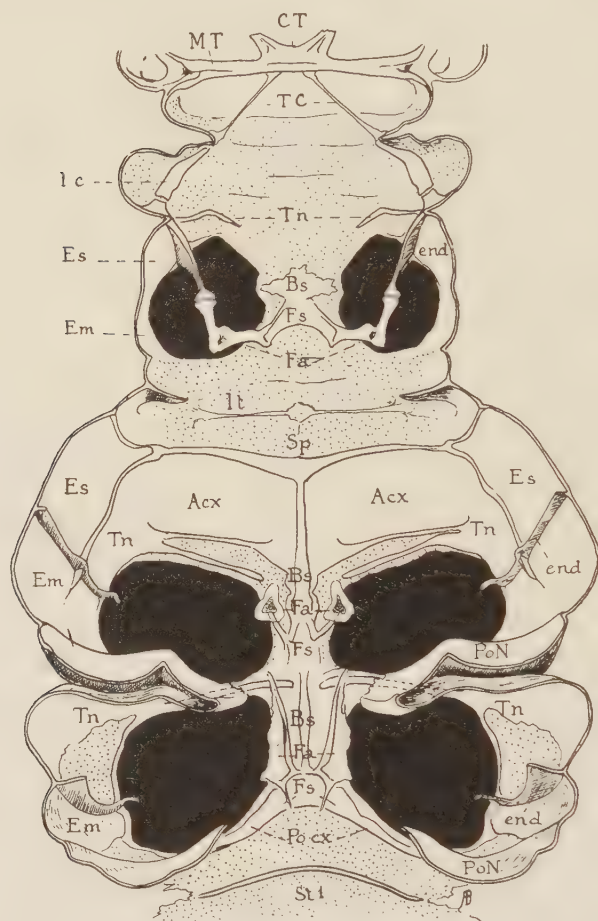


Fig. 43. — Vue interne de la région ventrale du thorax de *Stenopsocus stigmaticus* (parties membraneuses ponctuées). — *Acx* : antecoxa ; *Bs* : basisternum ; *CT* : corpotentorium ; *Em* : épimère ; *Es* : episternum ; *end* : endopleura ; *Fa* : furca ; *Fs* : furcisternum ; *l. c.* : plaque latéro-cervicale ; *lt* : ligament reliant la spina prothoracique à la paroi latérale du corps ; *MT* : metatentorium ; *PoN* : postnotum avec début du meso ou du métaphragma (interrompu) ; *Sp* : spina ; *St 1* : arc sclérifié du premier sternite abdominal ; *TC* : ligament tentorio-collaire ; *Tn* : trochantin.

trale n'est pas reconnaissable, et les muscles ventraux s'attachent sur un apodème impair médian, la *spina*; enfin, et c'est le cas

général, un certain nombre de muscles peuvent s'insérer sur la furca du segment antérieur ; c'est ce qui se passe en particulier pour les longitudinaux latéraux. Mais la spina reste l'apodème d'attache des longitudinaux médians, ce qui permet de la reconnaître lorsqu'elle est fusionnée à d'autres sclérites. C'est précisément, comme on le verra plus loin, ce qui se passe chez *Stenopsocus*.

Entre le pro et le mésothorax, la spina est peu développée. C'est une petite lame de chitine molle, placée dorsalement par rapport à la chaîne nerveuse, mais encore reliée au tégument ventral par un ligament chitineux délicat, qui passe entre les connectifs reliant les ganglions thoraciques *I* et *II*. Cette lame est rattachée d'autre part à la paroi du corps, latéralement, et précisément au fond du sillon intersegmentaire, par une paire de ligaments transversaux (*lt*, fig. 43).

Or, dans le mésothorax, on trouve d'abord une furca très développée, dont les bras naissent du sternite contre le bord interne des hanches, et s'élèvent verticalement de part et d'autre du ganglion nerveux, dont ils dépassent franchement la face dorsale. Chacun d'eux s'élargit alors brusquement, pour se terminer par une barre chitineuse parallèle à l'axe du corps : le bras a ainsi la forme d'un *T* un peu oblique. Mais ce n'est pas tout ; les barres horizontales des deux *T* sont unies par un pont de chitine molle qui, on le verra, doit être considéré comme correspondant à la spina mésothoracique, à cause des muscles ventraux qui s'attachent sur lui.

Dans le métathorax, les faits sont encore un peu différents. Les invaginations furcales se produisent entre les hanches postérieures, près de la ligne médio-ventrale, et les deux bras de la furca forment une gouttière dans laquelle se trouve logée l'extrémité postérieure de la chaîne ganglionnaire. Cette gouttière atteint antérieurement le ganglion métathoracique ; postérieurement, elle va jusqu'au bord antérieur ventral de l'abdomen ; chaque bras se relève alors légèrement vers la face dorsale, puis vient fusionner avec son voisin en une petite lame médiane sur laquelle s'insèrent des muscles ventraux abdominaux (fig. 44). Cette lame correspond vraisemblablement à la spina thoraco-abdominale.

CHAPITRE III

MUSCULATURE SOMATIQUE

J'étudie dans ce chapitre tous les muscles qui ne s'insèrent pas sur des sclérites appartenant aux pattes ou à la base des ailes, c'est-à-dire les muscles collaires, les muscles dorsaux, ventraux et dorso-ventraux de chaque segment, et enfin les muscles intersegmentaires. L'innervation ne sera pas indiquée, afin de ne pas compliquer les descriptions ; elle sera donnée à l'occasion de l'étude du système nerveux.

I

Muscles collaires.

Si l'on met à part les longitudinaux dorsaux et ventraux, qui seront décrits dans les paragraphes spéciaux, on trouve dans le collum un certain nombre de muscles qui contribuent aux mouvements relatifs de la tête et du thorax. Ce sont (fig. 37, 45, 46) :

1° Les *muscles protergo-occipitaux obliques* (non figurés) : éventail de petits muscles attachés antérieurement sur le bord dorsal de la crête post-occipitale et allant converger en arrière sur le bord antérieur du protergum, latéralement (il y a un faisceau de chaque côté).

2° Les *muscles dorso-ventraux antérieurs (DVA)* : faisceau de trois muscles allant en divergeant de l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale au bord dorsal de la crête post-occipitale. Ils sont externes par rapport à tous ceux qui viennent s'attacher sur cette crête. Le plan de l'éventail qu'ils forment est à peu près perpendiculaire au plan sagittal du corps.

3° Les *muscles dorso-ventraux latéraux (DVL)* : faisceau de deux ou trois muscles allant du bord dorsal de la crête postoccipitale à l'extrémité ventrale du pont précoxal (notés DVL_2) ; l'un de

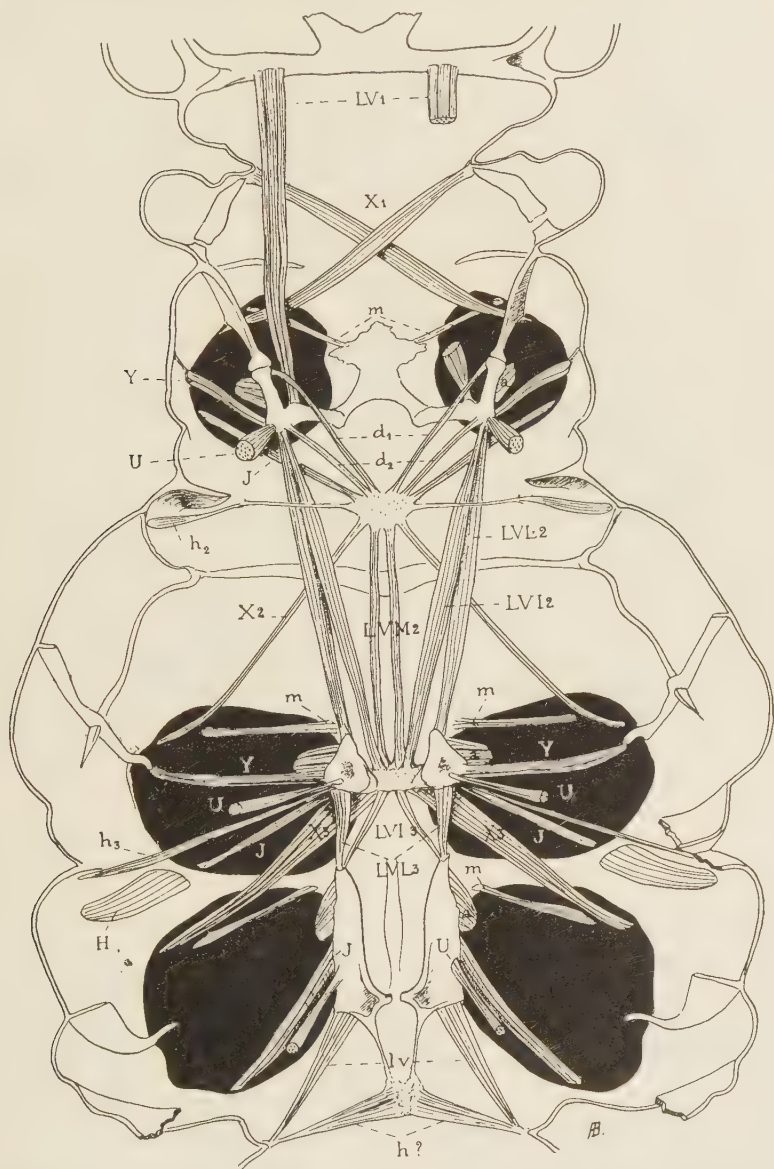


Fig. 44. — Musculature thoracique ventrale de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution). — Pour les sclérites, comparer avec la figure précédente. $d_{1,2}$: muscles furco-spinaux prothoraciques ; h : pleuro-spinaux ; H : sterno-pleural méso-métathoracique ; J : coxo spinaux (ou furcaux pour le ptérothorax) ; LV_1 : longitudinaux ventraux prothoraciques ; $LVL_{2,3}$: longitudinaux ventraux latéraux ptérothoraciques ; $LVI_{2,3}$: longitudinaux ventraux intermédiaires ptérothoraciques ; LVM_2 : longitudinaux ventraux médians ; m : coxo-sternaux antérieurs ; U : précosto-furcaux intersegmentaires ; X : coxo spinaux antérieurs ; Y : pleuro-furcaux pro et mésothoraciques.

ces muscles s'attache sur le sclérite latéro-cervical (DVL_1). Ils peuvent être considérés comme des fléchisseurs de la tête.

4° Les *muscles longitudinaux latéraux* (LL), ou muscles occipito-endopleuraux ; ce sont trois muscles partant du milieu du bord dorsal du foramen occipital, pour venir s'attacher sur la face interne du processus endopleural. Ce sont également des fléchisseurs de la tête, et probablement aussi des rétracteurs.

5° Le *muscle collaire de la plaque latéro-cervicale* (T) : il se détache dorso-latéralement de la paroi collaire, entre le protergum et la tête, et son aire d'insertion sur cette paroi n'est pas sclérifiée ; elle se retrouve sur les préparations du tégument sous forme d'un petit mamelon ponctué saillant légèrement à l'extérieur. Il s'attache d'autre part à l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale, intérieurement par rapport à DVA .

6° Le *muscle protergal de la plaque latéro-cervicale* (S) : va du bord antérieur du protergum, un peu latéralement, à l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale ; il est interne par rapport au précédent.

Ces deux derniers muscles provoquent la flexion, avec relèvement de l'extrémité proximale, que présente le sclérite latéro-cervical sur le vivant ou sur les individus tués en état de contraction.

II

Muscles dorsaux.

A. — *Prothorax*. — 1° Dans la région du plan sagittal, entre les deux groupes de muscles protergo-occipitaux obliques, un ou deux faisceaux traversent complètement le prothorax sans se fixer sur son tergite, et vont s'attacher sur l'endophragme de la precosta mésothoracique : *muscles dorsaux postoccipitaux* (DPo).

2° De la face profonde antérieure du protergum partent une ou deux paires d'autres muscles, externes par rapport aux précédents, qui vont s'insérer sur la même lame endophragmatique : *muscles dorsaux protergaux* (DPr).

Ces muscles sont des rétracteurs dorsaux, les premiers de la tête, les autres du protergum.

B. — *Mésothorax*. — Ils prennent ici un développement considérable.

1° De la face profonde antérieure de l'antedorsum, partent de nombreux faisceaux parallèles, symétriques par rapport au plan sagittal, qui vont s'attacher sur le mesophragma et surtout sur le postnotum.

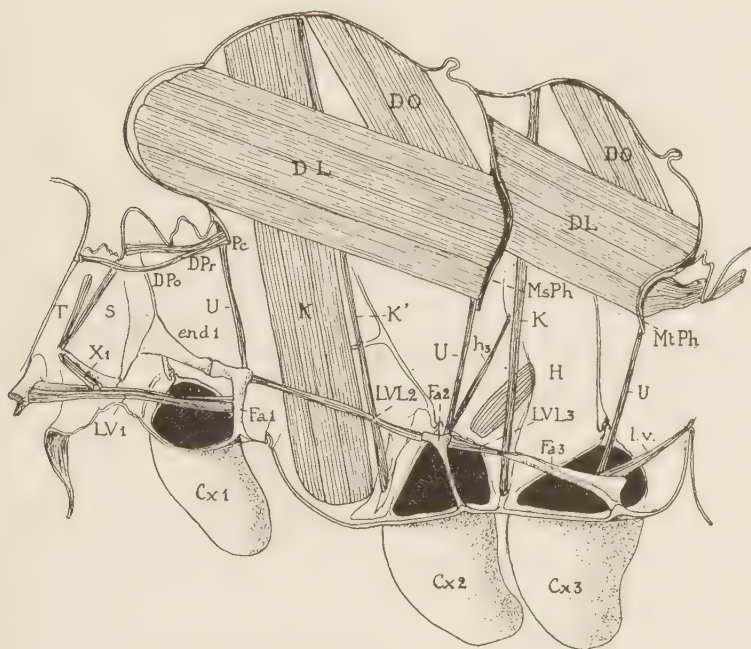


Fig. 45. — Musculature longitudinale et dorso-ventrale du thorax de *Stenoposocus stigmaticus*. — DL : longitudinaux dorsaux ptérothoraciques ; DO : dorsaux obliques ; DPo : longitudinaux dorsaux postoccipitaux prothoraciques ; DPr : longitudinaux dorsaux pronotaux prothoraciques ; H : pleurosternal méta-mésothoracique ; h_3 : épisterno-furcal intersegmentaire ; K, K' : tergo-sternaux ptérothoraciques ; LV_1 : longitudinaux ventraux prothoraciques ; $LVL_{2,3}$: longitudinaux ventraux latéraux ptérothoraciques ; l. v. : longitudinaux ventraux abdominaux ; S, T : muscles collaires dorso-ventraux ; U : précosto-furcaux ; X_1 : coxo-collaire prothoracique.

Sclérites : Fa : furcæ ; end 1 : endopleura prothoracique ; Pc : precosta mésothoracique ; Ms Ph, Mt Ph : meso et metaphragma.

Ce sont les *muscles dorsaux longitudinaux* (notés DL). RIBAGALES les a nommés *musculus mesonoti* (A). Ils remplissent, médialement, toute la partie dorsale du mésothorax.

2° Extérieurement par rapport à ces faisceaux, on en voit d'autres aussi puissants, mais obliques, allant des lobes latéraux (*dorsum*) du mesoscutum au mesophragma. Ce sont les *muscles dorsaux obliques DO* (*musculus laterali mesonoti E* de RIBAGA).

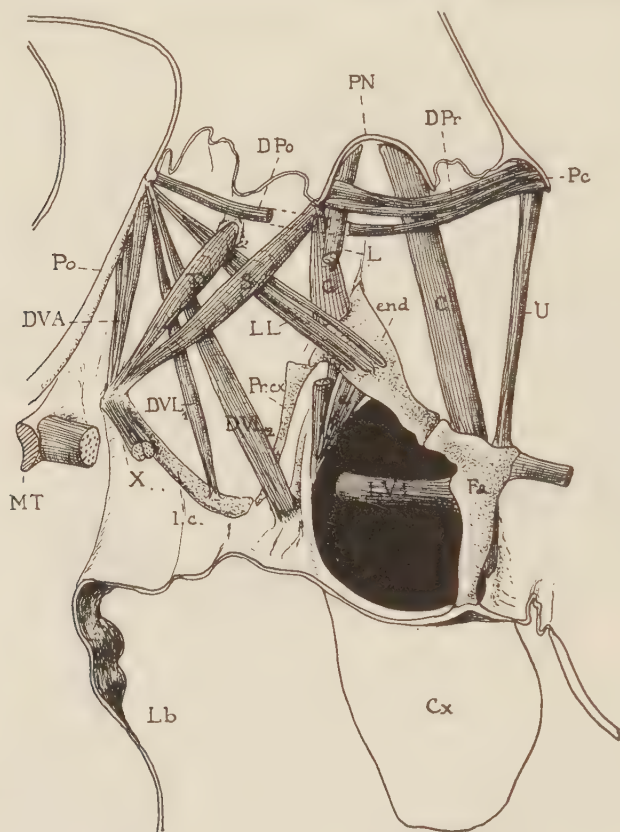


Fig. 46. — Musculature collaire de *Stenopsocus stigmaticus* vue de profil, ainsi qu'une partie de la musculature prothoracique *s. str.* (reconstitution, côté droit). — *c* : muscle protergo-coxal postérieur; *Cx* : coxa; *DPr* : longitudinaux dorsaux postoccipitaux; *DPr* : longitudinaux dorsaux pronotaux; *DVA* : dorso-ventraux antérieurs; *DVL_{1,2}* : dorso-ventraux latéraux; *e* : episterno-coxaux antérieurs; *end* : endophragme épisternal; *Fa* : furca; *G* : muscle tergo-pleural; *L* : protergo-coxal antérieur; *Lb* : labium; *l. c.* : sclérite latéro-cervical; *LL* : longitudinaux latéraux (occipito endopleuraux); *LV₁* : longitudinaux ventraux; *MT* : metatentorium; *Pc* : endophragme précostal mésothoracique; *PN* : pronotum; *Po* : bourrelet post-occipital; *Pr. c.* : pont précoxal (antecoxa); *S*, *T* : dorso ventraux de la plaque latéro-cervicale; *U* : intersegmentaire precoxo-furcal; *X* : coxaux collaires.

Le rôle de ces muscles sera précisé lors de l'étude des mouvements des ailes.

C. — *Métathorax*. — La même disposition s'observe, mais avec un moindre développement.

III

Muscles ventraux.

Plus nombreux que les précédents, d'importance physiologique moindre, ils présentent par contre un intérêt particulier au point de vue morphologique. RIBAGA en représente quelques-uns dans sa figure 14, Pl. II ; il ne les a pas étudiés. La figure 44 en donne une reconstitution.

A. — *Prothorax*. — 1° *Muscles longitudinaux ventraux* LV_1 : une paire de muscles bien développés, du metatentorium au bord antérieur de chaque branche de la furca ; ce sont des fléchisseurs, ou des rétracteurs de la tête, si leur contraction est simultanée, ou des rotateurs si la contraction de l'un d'eux peut se produire indépendamment de celle de l'autre.

2° *Muscles furco-spinaux antérieurs* (d_1) et *postérieurs* (d_2) : deux paires de petits muscles grêles qui vont de la spina à la furca, ceux de la paire antérieure s'attachant sur le bord antéro-dorsal de chaque bras furcal, et ceux de la paire postérieure sur les bords postéro-dorsaux de ces mêmes bras.

B. — *Mésothorax*. — 1° *Muscles longitudinaux ventraux latéraux* LVL_2 : du bord postérieur de chaque bras furcal prothoracique au bord antérieur du bras furcal mésothoracique du même côté. Par leurs insertions et leur innervation, ils sont homologues des muscles prothoraciques LV_1 .

2° *Muscles longitudinaux ventraux intermédiaires* LVI_2 : de chaque branche de la furca prothoracique au pont chitineux mésothoracique interprété comme équivalent de la spina ; chacun d'eux est d'abord confondu avec le longitudinal ventral latéral LVL_2 , encore qu'il soit plus dorsal ; puis il s'écarte de ce dernier pour se rapprocher du plan sagittal. Il n'y a pas d'homologues pro- ou métathoraciques.

3° *Muscles longitudinaux ventraux médians* LVM_2 : une paire de muscles partant de la spina prothoracique pour aller à la spina mésothoracique ; ils sont très rapprochés du plan sagittal. Ils n'ont pas d'homologues dans les autres segments.

C. — *Métathorax*. — 1° *Muscles longitudinaux ventraux latéraux* LV_L_3 : une paire de faisceaux musculaires allant du bord postérieur des branches furcales mésothoraciques à l'apex des branches furcales métathoraciques. Ils sont homologues des autres longitudinaux ventraux latéraux LV_1 et LV_L_2 .

2° *Muscles longitudinaux ventraux intermédiaires* LVI_3 : une paire de très petits muscles allant du bord postérieur de la spina mésothoracique aux extrémités antérieures des bras de la furca métathoracique. Ils ne sont pas homologues des muscles LVI_2 , puisque leurs insertions sont inversées par rapport à celles de LVI_2 .

IV

Muscles dorso-ventraux.

1. *Muscles segmentaires*. — A. — Dans le prothorax, le muscle protergal de la plaque latéro-cervicale, déjà décrit avec la musculature collaire, est peut-être un muscle dorso-ventral. Il faudrait alors considérer la plaque en question comme une portion du sternite prothoracique.

B. — Dans le mésothorax (fig. 45).

1° *Muscles scuto-sternaux latéraux* (K) : une paire de muscles très puissants, formés de plusieurs faisceaux. Ils s'insèrent ventralement sur la large plaque basi-sternale, en avant de la hanche, et dorsalement sur les lobes latéraux (*dorsum*) du scutum.

2° *Muscles scuto-trochantinaux* (K') : une paire de muscles qui longent postérieurement les précédents ; ventralement, ils s'attachent sur la partie ventrale du trochantin ; dorsalement, ils s'attachent sur le scutum immédiatement en arrière de K .

C. — Dans le métathorax, il y a une seule paire de bandes musculaires étroites, insérées dorsalement sur les lobes latéraux du scutum, et ventralement sur la baguette chitineuse qui correspond probablement à un basisternum réduit ; ces muscles sont vraisem-

blement homologues des muscles *K* mésothoraciques ; ils sont désignés par la même notation (fig. 45).

a.



b.



Fig. 47. — Deux coupes transversales consécutives du prothorax de *Stenopso-cus stigmaticus* passant par le muscle tergo-pleural *G*. — *ao* : aorte ; *co* : connectifs nerveux ; *L. D* : glandes labiales dorsales ; *l. d.* : leur canal vecteur ; *LV* : glandes ventrales ; *OE* : œsophage ; *PN* : bord antérieur du pronotum ; *r* : nerf prothoracique ainsi noté ; *x* : sa branche ascendante ; *G*, *DPo*, *DVL*₂, *LL*, *LV*₁, *S*, *X* : muscles ainsi notés (Coupe *a* antérieure).

Au point de vue physiologique, les muscles *K* et *K'* agissent indirectement sur les ailes ; leur rôle sera précisé ultérieurement.

2. *Muscles intersegmentaires* (fig. 45). — De la crête antécoxale mésothoracique part, de chaque côté, un muscle *U* qui va s'attacher sur l'extrémité distale postérieure de chaque branche de la furca prothoracique ; il appartient donc par son insertion dorsale au mésothorax, et par son insertion ventrale au prothorax.

Ses homologues méso et métathoraciques (même notation) s'attachent dorsalement sur le bord ventral des méso et métaphragma, et ventralement sur les bras furcaux méso et métathoraciques. L'homologie est confirmée par l'innervation, et par la similitude des positions : chaque muscle passe en effet immédiatement devant le gros tronc trachéen aboutissant au stigmate correspondant. Mais si le muscle *U* prothoracique est relativement bien développé, les autres sont très grêles, et, vraisemblablement, de peu d'intérêt au point de vue physiologique.

V

Muscles pleuraux.

Il s'agit de muscles somatiques qui n'ont pu être classés dans les groupes précédents, l'une de leurs insertions, au moins, se faisant sur la paroi pleurale.

1° *Muscle tergo-pleural prothoracique G* (fig. 46 et 47). — Un muscle court, mais puissant, allant du bord antérieur du protergum à la face profonde de l'épisternum, près du point d'invagination du processus endopleural. Son développement d'une part, et d'autre part son innervation par un rameau relativement gros laissent supposer que sa fonction n'est pas négligeable. Mais elle est énigmatique.

Ce muscle n'a pas d'homologues dans le ptérothorax.

2° *Muscle pleuro-spinal mésothoracique h_2* (fig. 44) : de chaque côté, un muscle très grêle allant du bord antérieur du trochantin à l'extrémité latérale du ligament issu de la spina prothoracique.

3° *Muscle pleuro-spinal métathoracique h_3* : homologue du précédent dans le métathorax, va s'attacher ventralement sur l'extrémité latérale du pont chitineux reliant les branches de la furca mésothoracique.

4° *Muscle pleuro-mésophragmatique métathoracique p* (fig. 48) :

un petit muscle qui va du bord antérieur de l'épisternum métathoracique à la face postérieure du mésophragma.

5° *Muscles pleuro-furcaux prothoraciques et mésothoraciques* (Y) : deux faisceaux grêles accolés, allant de l'extrémité ventrale de

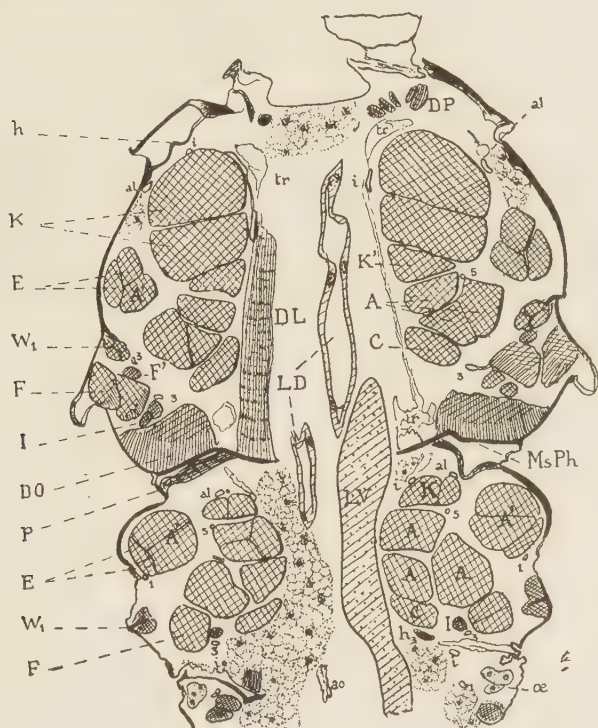


Fig. 48. — Coupe horizontale du ptérothorax passant par le muscle pleuro-endophragmatique *p* du métathorax. — *ao* : aorte ; *ch* : organe chordotonal mésothoracique antérieur (par accident, la lettre *c* n'est pas venue sur le cliché) ; *D. P.* : muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques ; *LD* : glandes labiales dorsales ; *LV* : glandes ventrales ; *Ms Ph* : mesophragma ; *A, A', C, DL, DO, E, F, F', K, K', I, p, W1* : muscles ainsi notés (voir texte) ; *al, i, ia, 1, 3, 5* : nerfs ainsi notés, *α* : œnocytes abdominaux ; *tr* : trachées.

la crête endopleurale, qui correspond à la suture pleurale, au bord externe du bras furcal. Je n'ai pu trouver leurs équivalents dans le métathorax, encore que l'apophyse ventrale de la crête endopleurale y soit très développée. Chez *Ectopsocus Briggsi*, les deux faisceaux sont nettement séparés, et le plus dorsal s'insère à peu près au milieu de la crête endopleurale.

6° *Muscle sterno-pleural méso-métathoracique* (fig. 44 et 45, *H*) : va du bord antérieur du trochantin métathoracique au bord postérieur de la hanche mésothoracique, en arrière duquel il s'insère ; encore que desservi par une branche du nerf 1 métathoracique, c'est un muscle intersegmentaire par ses insertions ; sa fonction est tout à fait énigmatique.

La plupart des muscles pleuraux sont grêles ; le plus souvent, leur fonction est peu claire ; ils paraissent surtout jouer le rôle de ligaments assurant une certaine tension des téguments, qui se relâchent en effet fortement et se distendent lorsqu'on a détruit la musculature somatique ; il paraît en tous cas probable que les mouvements qu'ils produisent ont une très faible amplitude.

CHAPITRE IV

MUSCULATURE APPENDICULAIRE

Les muscles qui meuvent les pattes des segments thoraciques se retrouvent avec une disposition à peu près identique dans chacun de ces segments. Il suffit donc de les décrire pour un de ceux-ci, et d'indiquer ensuite les variations constatées dans les autres. En conséquence, on étudiera d'abord la musculature d'une patte prothoracique; pour la commodité de l'exposition, on la divisera de la manière suivante : 1° musculature de la hanche, ou musculature coxale; 2° musculature du trochanter; 3° musculature fémorale, tibiale et tarsienne.

I

Musculature coxale.

(fig. 37, 44, 46 et 49).

Parmi les muscles qui s'insèrent sur la hanche, les uns s'attachent d'autre part sur le tergite (muscles dorsaux), d'autres sur la pleura (muscles pleuraux), et enfin les derniers sur le sternite ou ses apodèmes (muscles ventraux).

A. — **Muscles dorsaux.** — 1° *Muscle protergo-coxal antérieur* (*L*, fig. 46 et 49) : s'insère d'une part sur le protergum, un peu latéralement, d'autre part sur le bord antéro-externe de la hanche. Il est interne par rapport au processus endopleural. Physiologiquement, c'est un *promotor* coxal.

2° *Muscle protergo-coxal postérieur* (*C*) : va de la région postéro-latérale du protergum au bord postérieur de la hanche, à l'intérieur de laquelle il ne pénètre pas; il est externe par rapport à la furca. Il est formé de plusieurs faisceaux, donc relativement puissant. C'est un *remotor* coxal.

B. — **Muscles pleuraux.** — 1° *Muscles épisterno-coxaux antérieurs* (*e*) : groupe de petits muscles (4 à 5) attachés sur la face

externe de l'apodème endopleural, et convergeant vers le bord antérieur de la hanche, sur lequel ils s'insèrent très près de la tête du muscle *L*, extérieurement par rapport à elle. Leur fonction est probablement la même que celle de ce muscle.

2° *Muscle épisterno-coxal latéral (E)* : un seul muscle, peu développé, logé dans le dièdre formé par l'épisternum et l'endophragme pleural; il suit l'arête de ce dièdre, et s'attache d'une part sur une crête séparant le protergum de l'épisternum, d'autre part sur le bord antéro-externe de la hanche; il appartient encore au groupe des *promotor coxæ*, mais il peut en outre jouer le rôle d'abducteur.

3° *Muscle épiméro-coxal (F)* : muscle assez développé, attaché sur le bord postérieur de la hanche très près du muscle *C*, auquel il reste extérieur; dorsalement, il s'insère sur la crête qui sépare le protergum de l'épimère. Comme le muscle *C*, c'est un *remotor coxal*.

C. — *Muscles ventraux*. — 1° *Muscle sterno-coxal antérieur (m, fig. 37, 44 et 49)* : c'est un très petit muscle, fixé d'une part sur la partie postérieure du basisternum, entre les deux hanches, et d'autre part sur la face interne du tégument antéro-externe de la hanche; il ne peut être qu'un adducteur antérieur coxal, mais son rôle est vraisemblablement peu important, étant donné son exigüité.

2° *Muscle coxo-collaire chiasmatique (X)* : ce muscle part aussi de la paroi externe (face profonde) de la hanche, un peu en arrière du précédent; il franchit le bord antérieur coxal à l'articulation de celui-ci avec le basi-sternum, et se dirige obliquement vers l'avant en se rapprochant du plan sagittal; il passe *par dessus* ⁽¹⁾ la chaîne nerveuse, croisant là son symétrique, puis va s'insérer sur

(1) RIBAGA, qui décrit ces muscles, déclare (p. 151) qu'ils « si incrociano ad X sotto (*sic*) la commessura del ganglio sottoesofageo col ganglio del protorace et questi sono *rotatori del capo* ». On pourrait croire qu'il s'agit là d'un lapsus, car la figure 14 (Pl. II) laisse supposer que l'auteur a représenté ses muscles passant *sur*, et non *sous* la commissure. Mais un examen attentif montre que le dessin donne une vue ventrale, *par dessous*, de la musculature et de la chaîne nerveuse; en effet, la musculature somatique du ptérothorax y est masquée par la chaîne nerveuse (elle est figurée en pointillé); or elle est dorsale par rapport aux ganglions; donc ceux-ci sont bien vus par dessous; une confirmation est donnée par la furca métathoracique, qui, étant réellement sous la chaîne nerveuse, ne doit pas être cachée par elle dans le cas présent; c'est ce que montre le dessin. RIBAGA a donc bien voulu faire passer ses muscles en *X* sous les connectifs nerveux.

l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale du côté opposé.

Ces muscles croisés, dont la signification morphologique est tout à fait énigmatique, ne sont pas spéciaux aux Psoques ; on les retrouve chez de nombreux Ptérygotes, mais avec des insertions variables. Chez *Dissosteira carolina* par exemple, ils partent, postérieurement, de la furca (SNODGRASS, 1928) ; par contre, chez *Gryllus domesticus*, leur insertion postérieure est identique à celle des muscles de *Stenopsocus* (DU PORTE, 1920). Peut-être ne sont-ils pas homologues dans tous les cas ?

Quoi qu'il en soit, on les considère généralement comme des rotateurs de la tête (cf. RIBAGA et DU PORTE) ; pour qu'il en soit ainsi, il faut qu'ils se contractent alternativement, ce qui n'est pas démontré ; et quand cela serait, rien ne prouve qu'il en résulterait une rotation de la tête. On ne peut guère émettre d'hypothèse sur la physiologie de ces muscles.

3° *Muscle coxo-spinal (J)* : un muscle un peu plus développé que chacun des précédents ; il part de l'intérieur de la hanche, s'attachant sur la paroi postéro-externe, passe entre le bras furcal et la paroi du corps, et vient s'attacher sur la spina ; c'est un adducteur coxal.

On peut résumer la description précédente en groupant les muscles d'après leur fonction présumée :

- a) *Promotor coxæ* : *L* (tergo-coxal) ; *e*, *E* (pleuro-coxaux) ;
- b) *Remotor coxæ* : *C* (tergo-coxal) ; *F* (pleuro-coxal) ;
- c) *Adductor coxæ* : *m*, *J*, peut-être *X* (?) (sterno-coxaux).

II

Musculature du trochanter.

(fig. 49 et 50).

On trouve ici des muscles dont l'insertion proximale peut être tergale, pleurale, sternale ou coxale, d'où le plan adopté pour leur description.

A. — *Muscles tergaux*. — *Muscle tergo-trochantérien (A)* : c'est un faisceau puissant, s'attachant latéralement sur le protergum, dont il recouvre la plus grande partie de la voûte ; il descend à

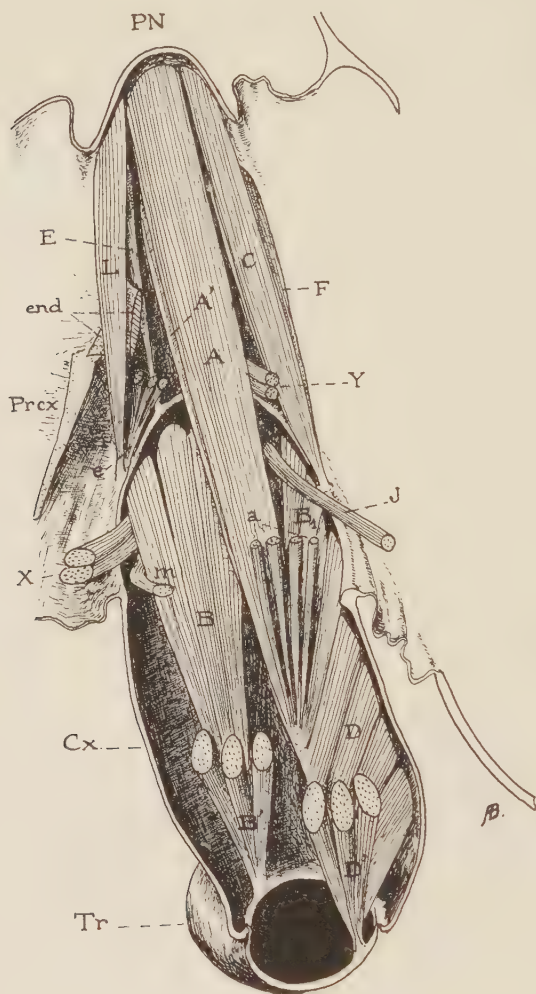


Fig. 49 — Reconstitution de la musculature de la patte antérieure droite de *Stenopsocus stigmaticus*, vue de profil. — *A* : muscle tergo-trochantérien ; *A'* : pleuro-trochantérien ; *a* : furco-trochantériens ; *B* : coxo-trochantérien, élévateur antéro-externe ; *B'* : coxo-trochantérien, élévateur antéro-transverse ; *B₁* : coxo-trochantérien, élévateur postéro-externe ; *C* : protergo-coxal postérieur ; *Cx* : coxa ; *D* : coxo-trochantérien, dépresseur postéro-externe ; *D'* : coxo-trochantérien, dépresseur postéro-interne ; *E* : épisterno-coxal latéral ; *e* : épisterno-coxaux antérieurs ; *end* : endopleurite ; *F* : épiméro-coxal ; *J* : coxo-spinal ; *L* : protergo-coxal antérieur ; *m* : sterno-coxal antérieur ; *PN* : pronotum ; *Pr. cx.* : pont précoxal ; *Tr* : trochanter ; *X* : muscle coxo-collaire ; *Y* : pleuro-furcal (non appendiculaire). Furca non représentée.

l'intérieur du prothorax, en restant externe par rapport à l'endopleurite et à la furca, puis pénètre dans la hanche, où il s'insère sur un apodème chitineux développé en lame triangulaire dont le sommet est fixé sur le bord interne du trochanter. La contraction du muscle *A* ramène donc cet article vers le plan sagittal : *A* est un adducteur trochantérien, ou, pour employer le terme proposé par SNODGRASS (1926, p. 89), un *dépresseur* du trochanter, et par suite du reste de la patte.

B. — *Muscles pleuraux*. — *Muscle pleuro-trochantérien latéral* (*A'*) : externe par rapport au précédent, avec lequel il est confondu sur la plus grande partie de sa longueur ; il s'en détache vers la moitié de la hauteur du prothorax, pour venir s'insérer sur l'épimère, immédiatement au-dessous du bourrelet séparant ce sclérite du protergum. Son action est donc la même que celle de *A*.

C. — *Muscles sternaux*. — *Muscles furco-trochantériens* (*a*) : faisceau de cinq petits muscles qui partent de l'apodème commun à *A* et *A'* et vont s'insérer, en divergeant, sur la crête ventrale du bras furcal ; ils sont internes par rapport à *A*. Ce sont encore des *dépresseurs* trochantériens.

D. — *Muscles coxaux*. — Pour la simplicité de la nomenclature, j'ai désigné ces muscles d'après leur fonction ; encore que cette méthode soit peu recommandable, on peut l'employer sans inconvénient lorsque le rôle des muscles n'est pas douteux, et c'est le cas ici. Le trochanter peut être rapproché du plan sagittal (*adduction*), c'est-à-dire abaissé (*dépression*) ; ou bien être écarté du plan sagittal (*abduction*), c'est-à-dire relevé (*élévation*). SNODGRASS a montré (1926, p. 89), que les termes *élévation* et *dépression* sont préférables, parce que d'un sens plus général, lorsqu'il s'agit des mouvements du télopodite d'un appendice ; ils seront employés ici. Les muscles qui provoquent les mouvements correspondants sont respectivement des *éleveurs* et des *dépresseurs* ; les premiers s'attachent sur le bord externe, les autres sur le bord interne du trochanter. On peut alors distinguer :

1° Le *dépresseur postéro-externe du trochanter* (*D*) : faisceau de muscles insérés sur toute la face profonde de la paroi postéro-externe de la hanche, et venant s'attacher en convergeant sur la base de l'apodème de *A* ; ils n'aboutissent pas tous au même point, et couvrent le tiers ventral environ de cet apodème qui, dans cette région, ne reçoit plus de fibres de *A*, *A'* ou *a*.

2° Le *dépresseur postéro-interne du trochanter* (D') : faisceau de muscles analogue au précédent, mais antéro-interne par rapport à celui-ci ; son insertion sur la hanche se fait sur la paroi interne de celle-ci ; l'insertion distale se confond avec celle de D . Les positions relatives des deux faisceaux sont bien montrées par la figure 49.

3° L'*élévateur antéro-externe du trochanter* (B) : faisceau de fibres partant de la paroi externe de la hanche (moitié antérieure) pour venir s'attacher en convergeant sur le bord antéro-externe du trochanter.

4° L'*élévateur antéro-transverse du trochanter* (B') : autre faisceau s'attachant sur le trochanter au même point que B , mais traversant obliquement la hanche pour venir s'insérer sur la paroi interne de celle-ci.

5° L'*élévateur postéro-externe du trochanter* (B_1) : faisceau de quatre muscles insérés sur le bord postérieur et externe de l'articulation coxo-trochantérienne d'une part, et d'autre part sur la paroi postérieure et externe de la hanche, extérieurement par rapport à D . Dans les coupes transversales, il paraît d'abord ne former qu'un seul muscle avec D , et il faut le suivre sur toute sa longueur pour se rendre compte de son autonomie. Sa limite supérieure d'insertion sur la hanche est plus ventrale que celle de D .

*
* *

En résumé, si l'on veut grouper maintenant les muscles trochantériens d'après leur fonction, on arrive au tableau suivant :

a) *Dépresseurs du trochanter* (s'attachent tous sur le même apodème).

1. Muscle tergo-trochantérien A .
2. Muscle pleuro-trochantérien latéral A' .
3. Muscles furco-trochantériens a .
4. Dépresseur postéro-externe D (coxal).
5. Dépresseur postéro-interne D' (coxal).

b) *Elévateurs du trochanter* (tous coxaux).

1. Elévateur antéro-externe B .
2. Elévateur antéro-transverse B' .
3. Elévateur postéro-externe B_1 .

III

Musculature fémorale, tibiale et tarsienne (fig. 50),

Elle s'écarte peu du type classique, tel que l'a schématisé SNODGRASS (1926, fig. 39, p. 89). La différence principale réside dans l'absence de branches du dépresseur du pretarsus (rétracteur des griffes) à l'intérieur du fémur ; ce dépresseur naît à l'extrémité proximale du tibia ; il est d'ailleurs assez court et se continue par un long et délicat tendon qui traverse le tibia et les deux articles du tarse pour s'attacher à la base des griffes. Chacune de celles-ci est pourvue ventralement d'un lobe membraneux en forme de fer de hache (*pulvilli*) et d'une soie raide. Il n'y a pas d'*empodium* médian.

On peut résumer ainsi la musculature des derniers articles de la patte :

1° *Réducteur du fémur* (*r. f.*) : de la paroi postérieure du trochanter au bord postérieur de la base du fémur. Peu important.

2° *Elévateur du tibia* (*el. ti.*) : formé de plusieurs faisceaux insérés sur les deux tiers proximaux de la paroi dorsale postérieure du fémur, et convergeant vers un tendon qui s'attache sur le bord externe (dorsal) de l'extrémité proximale du tibia.

3° *Dépresseur du tibia* (*d. ti.* 1, 2, 3) : également à plusieurs branches ; l'une naît sur la paroi interne (ventrale) du trochanter, d'autres sur toute la longueur de la paroi ventrale du fémur, d'autres enfin sur le tiers distal de la paroi dorsale (externe) du fémur, qu'elles traversent obliquement. Toutes aboutissent à un tendon commun attaché sur le bord interne (ventral) de l'extrémité proximale du tibia.

4° *Elévateur du tarse* (*el. ta.*) : un muscle peu développé inséré à l'extrémité proximale du tibia, se continuant par un tendon très grêle qui parcourt à peu près tout l'article pour venir se fixer sur le bord externe du premier article du tarse. Ce tendon suit de très près celui du dépresseur du prétarse, mais n'est jamais confondu avec lui.

5° *Dépresseur du tarse* (*d. ta.*) : il est formé par trois branches attachées distalement sur le bord interne du premier article tarsien ;

deux d'entre elles ont leur insertion proximale sur la paroi ventrale du tibia, l'autre traversant obliquement l'article.

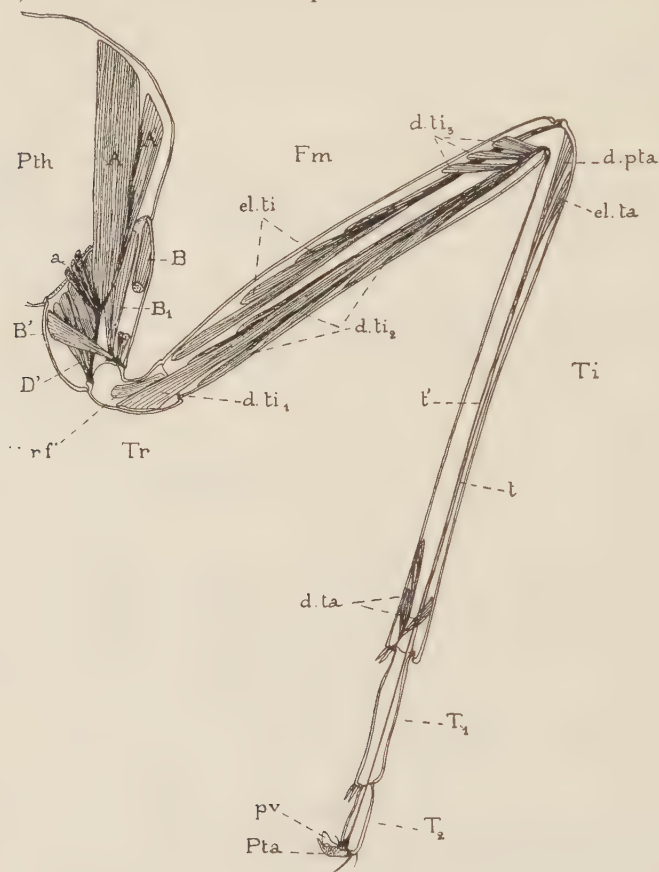


Fig. 50. — Reconstitution de la musculature de la patte antérieure gauche de *Stenopsocus stigmaticus*, vue de face. — *Pth* : prothorax; *Tr* : trochanter; *Fm* : fémur; *Ti* : tibia; *T₁*, *T₂* : tarse; *Pta* : griffe (pretarsus); *pv* : pulvilli. *A*, *A'*, *a*, *D*, *D'* : dépresseurs trochantériens (voir fig. précédente); *B*, *B'*, *B₁* : élévateurs trochantériens; *r. f.* : réducteur du fémur; *el. ti.* : élévateur du tibia; *d. ti₁*, *d. ti₂*, *d. ti₃* : dépresseurs du tibia; *el. ta* : élévateur du tarse; *t* : son tendon; *d. ta* : dépresseurs du tarse; *d. pta* : dépresseur du prétarse; *t'* : son tendon.

6° *Dépresseur du prétarse (d. pta.)* ou rétracteur des griffes : il a été décrit ci-dessus.

Je n'ai pas trouvé l'élévateur du tarse *p* de RIBAGA (fig. 20, pl. III), celui-ci n'étant d'ailleurs probablement que la branche transverse du dépresseur.

IV

Comparaison des musculatures
des pattes pro- méso- et métathoraciques.

Dans l'ensemble, l'homologie des trois musculatures est indiscutable. Pour éviter une répétition fastidieuse des listes de muscles données précédemment, je me bornerai à l'exposé de quelques observations.

a) Je n'ai pas trouvé d'homologues du muscle *L* (protergo-coxal antérieur) dans le ptérothorax. L'innervation des muscles ptérothoraciques *K* et *K'* par les intercalaires II et III (voir plus loin), alors que *L* est desservi par un nerf prothoracique franchement ganglionnaire, ne permet guère d'interpréter ces muscles comme les équivalents de *L*.

Par contre, les muscles tergo-coxaux postérieurs *C* existent dans les trois segments, avec une innervation et des insertions comparables. Dans le ptérothorax, ils s'attachent sur les scutæ intérieurement par rapport aux muscles *A* ; ventralement, ils s'insèrent sur la paroi postérieure de la hanche, mais en pénétrant franchement à l'intérieur de celle-ci, ce qui laisse supposer que le sclérite pleural nommé *meron* par SNODGRASS a été annexé par la hanche (encore qu'aucune suture ne soit visible ; peut-être d'ailleurs cette hypothèse est-elle inutile ici).

b) Les muscles épisterno-coxaux antérieurs *E* sont mieux développés que dans le prothorax (fig. 51 et 54). Leur insertion dorsale se fait sur les crêtes internes des sclérites basales : ils représentent donc les *muscles basales* (SNODGRASS, 1926, p. 65). De même les muscles *F* (épiméro-coxaux) s'attachent dorsalement sur les crêtes apodématiques des sclérites subalaires : ce sont les *muscles subalaires*. Morphologiquement, tous ces muscles font partie de la musculature coxale, mais l'opinion classique les considère, au point de vue physiologique, comme des moteurs alaires (en fait, des éleveurs), la hanche servant ici de point d'appui pendant le vol. Cette fonction ne peut être, évidemment, celle de leurs homologues prothoraciques ; il n'est pas impossible que, les ailes étant fixées dans la position de repos, ces muscles jouent aussi le rôle de *promotor* ou *remotor coxæ* dans le ptérothorax.

c) Il n'y a pas d'endopleurites bien développés dans les segments alaires de *Stenopsocus* ; les muscles correspondant à la série *e* du prothorax n'en existent pas moins, encore qu'ils soient répartis d'une autre façon. Ils constituent deux séries : l'une, notée *e* sur les figures, s'attache sur le bourrelet épisternal antérieur (très près,



Fig. 51. — Musculature latérale de la hanche dans le ptérothorax et son innervation (nerfs en noir, un peu schématisés). — *e*, *e'* : muscles épisterno-coxaux antérieurs ; *E* : muscle coxo-basalaire ; *F* : muscle coxo-subalaire ; *H* : pleuro-sternal méta-mésothoracique ; *I* : muscle coxo-notal postérieur ; *W*₁ : muscle endopleuro-basanal ; *Z* : muscle du processus pleuro-alaire. 1, 3, *al*, *i* : nerfs ainsi notés ; *an* : branche anastomotique du nerf 1 au nerf 3. Sclérites : voir fig. 45.

dans le mésothorax, de la crête transverse marquant la soudure avec le trochantin) ; l'autre, notée *e'*, s'insère sur la crête endopleurale (fig. 51). Les deux groupes s'insèrent, distalement, sur le bord antéro-externe de la hanche, au même point que le muscle *E* ; ils fonctionnent donc comme *promotor coxae*.

d) Les homologies entre les musculatures sterno-coxales des

trois segments sont remarquables ; il suffit d'examiner la figure 44 pour s'en convaincre ; on y retrouve, dans le ptérothorax, les muscles notés *m*, *X*, et *J* dans le prothorax ; on verra d'ailleurs plus loin, par l'étude de l'innervation, que celle-ci est identique dans les trois cas. Les muscles *X* sont ici particulièrement intéressants ; on sait que ceux du prothorax se croisent dans la région collaire ; ceux du mésothorax s'insèrent sur la spina prothoracique, et ceux du métathorax sur le complexe furco-spinal mésothoracique ; ces derniers constituent d'ailleurs un faisceau assez développé, quant au nombre de branches, comparativement aux autres. Si les muscles *X*₁ pouvaient être considérés comme homologues des muscles *X*₂ et *X*₃ sur toute leur longueur, cela permettrait d'assimiler les extrémités proximales des plaques latéro-cervicales à des sclérites intersegmentaires labio-prothoraciques, correspondant aux *spinae*, mais restés tégumentaires.

e) On retrouve la même similitude — on pourrait presque dire identité — entre les trois musculatures trochantériennes ; les muscles pleuro-trochantériens notés *A'* viennent se confondre avec les muscles *E* et s'attachent sur le sclérite basalaire dans le ptérothorax. Les apodèmes d'insertion des dépresseurs du trochanter sont remarquablement développés dans le mésothorax, où ils s'enroulent en cônes aigus fortement chitinisés, à sommet ventral. C'est à l'intérieur de ces entonnoirs que s'attachent les faisceaux de *A*, les muscles *a* s'insérant à l'extérieur, sur la face tournée vers le plan sagittal.

f) Il est à noter que les hanches postérieures, malgré les différenciations tégumentaires de leur paroi du côté interne (*organe stridulateur*? de PEARMAN) n'offrent aucune particularité dans leur musculature. On y reviendra d'ailleurs plus loin (cf. terminaisons nerveuses périphériques).

CHAPITRE V

LES AILES

I

Sclérites alaires.

Pour comprendre la musculature alaire, il est indispensable de connaître la disposition des sclérites de la base de l'aile. L'étude de ceux-ci n'est pas facile, à cause de leur petitesse et des déplacements relatifs qu'ils subissent au cours des opérations de dissection et de montage. De nombreuses préparations d'ailes (appartenant à diverses espèces) ont été faites ; elles ont été complétées par des dissections et des coupes qui ont permis d'étudier les rapports des sclérites et des muscles. Les résultats suivants, rapportés plus spécialement aux ailes antérieures de *Stenopsocus stigmaticus*, conviendraient, à quelques détails insignifiants près, à toutes les espèces de Psoques européens. Ils valent également, en gros, pour les ailes postérieures ; les différences essentielles présentées par celles-ci seront indiquées au cours de la description.

La nervation de l'aile des Psoques est très simple. Chez *Stenopsocus*, on trouve, en allant du bord antérieur au bord postérieur : 1° la nervure *costale* (*c*) (fig. 1 et 52) dont l'extrémité proximale est précédée par un léger renflement, la *tegula* ; 2° une *subcostale* (*sc*) réduite, appliquée contre la *radiale* (*r*) très développée ; 3° un tronc commun à la *médiane* (*m*) et au rameau antérieur de la *cubitale* (*cu*) ; 4° partant du même point, une nervure *ax* qu'ENDERLEIN nomme *axillaris* (1903 a, p. 194), et qu'il faut probablement considérer comme un rameau cubital postérieur (TILLYARD, 1919, KARNY, 1925, SNODGRASS, 1927) ; 5° une seule nervure *anale* (*an*), d'ailleurs très courte, et aboutissant au même point du bord postérieur de l'aile que la précédente. Le fait important est le très faible développement du champ anal (1).

(1) Je n'ai pas tenu compte ici de la nomenclature proposée par VIGNON (1929).

Les sclérites de la base de l'aile comprennent les trois plaques qu'on rencontre le plus fréquemment chez les Ptérygotes, c'est-à-dire les 1^{re}, 2^e et 3^e axillaires (fig. 52, 53, 54).

1^{re} axillaire (ou *sclérite notoptéral*) : c'est une petite plaque triangulaire (1Ax), épaississement de la membrane dorsale de la base alaire, dont le sommet antérieur est voisin de l'extrémité proximale de la subcosta. Son bord interne est en continuité avec

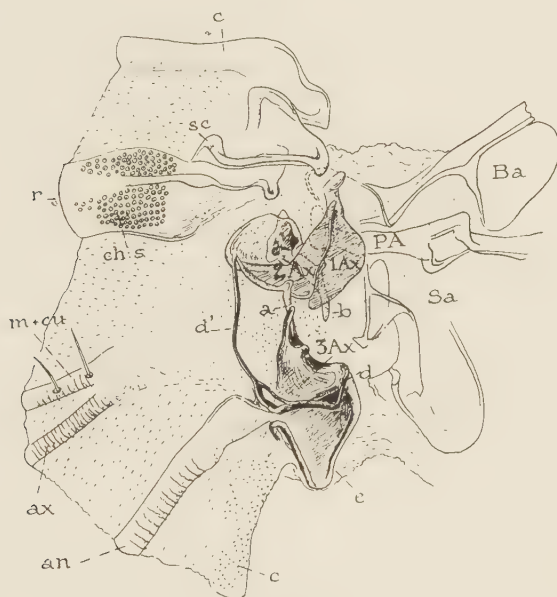


Fig. 52. — Base de l'aile antérieure gauche, montrant les sclérites alaires après éclaircissement par la potasse. — *an* : nervure anale ; *ax* : axillaire (rameau postérieur de la cubitale) ; 1Ax : 1^{re} axillaire ; 2Ax : 2^e axillaire ; *a* : son apophyse ventrale ; *b* : apophyse de sa lame spirale ; 3Ax : 3^e axillaire ; *d*, *e* : ses arcs sclérifiés postérieurs ; *Ba* : sclérite basalaire ; *c* : nervure costale ; *ch. s.* : champ sensoriel radial ; *d'* : bande sclérifiée allant de 2Ax à *av* ; *m + cu* : tronc commun à la médiane et à la cubitale ; *PA* : processus pleuro-alaire ; *r* : radiale ; *Sa* : sclérite subalaire ; *sc* : rudiment de subcostale.

le tégument mésonotal, en particulier avec le processus notal alaire antérieur ; son bord externe s'applique contre le bord interne de la 2^e axillaire.

2^e axillaire (ou *sclérite intra-al aire*) : pièce extrêmement compliquée (2Ax). Sa face dorsale est une plaque triangulaire contiguë à la 1^{re} axillaire, et externe par rapport à elle ; son sommet anté-

rieur peut s'appliquer contre l'extrémité proximale du radius. Sa base postérieure présente une apophyse médiane *a* (fig. 52), dirigée ventralement, donc dans la cavité de la base alaire, et venant en contact avec la tête antérieure de la 3^e axillaire. D'autre part, l'extrémité distale de cette base s'articule avec un arc sclérifié *d'* relié à la 3^e axillaire. Ce n'est pas tout : cette plaque dorsale se continue, toujours intérieurement, par une lame décrivant une demi-spire d'hélice et terminée par une apophyse *b*, dont l'extrémité distale paraît libre.

3^e axillaire (ou sclérite basanal) : c'est encore une plaque triangulaire, fortement sclérifiée (3*Ax*), orientée obliquement par rapport au plan de l'aile. Son sommet antérieur peut s'appuyer, comme on l'a vu, sur l'apophyse *a* de 2*Ax*. Sa base postérieure est reliée : 1^o au bord de l'aile par un arc chitineux *e* plié en *V*; 2^o à l'extrémité proximale de la nervure anale par un autre bourrelet chitineux *d*. Celui-ci se continue vers l'avant par la branche *d'* qui s'articule avec 2*Ax*. Enfin, le sommet postéro-ventral du sclérite basanal est relié au processus subalaire postérieur (voir *sclérites pleuraux*, tableau III) par un ligament *lt'* (fig. 54), tandis que sa crête dorsale s'appuie sur le processus notal alaire postérieur lorsque l'aile est fléchie.

*
* *

Il faut ajouter, à ces formations chitineuses propres à la base de l'aile, les sclérifications des téguments mésonotal et pleural : processus notaux alaires (*PrN*, fig. 53), processus pleuro-alaire (*PA*), plaques basalaire (*Ba*) et subalaire (*Sa*), sclérite pleural préalaire (*Pa*), qui ont déjà été signalés, pour la plupart, lors de la description de l'exosquelette du ptérothorax (fig. 41).

II

Musculature alaire (fig. 54).

Il ne sera question ici que des muscles s'insérant sur les sclérites précédemment cités, ceux qu'on nomme muscles alaires directs.

1^o *Muscle épisterno-notal* (*V*) : formé par un seul faisceau de fibres ; va du bourrelet épisternal antérieur (un peu au-dessus du

mésostigma), au bord du mésoscutum adjacent à la base antérieure de l'aile (fig. 55). Provoquant la dépression du bord interne de cette base, il contribue à l'élévation de l'aile. Il est desservi par le nerf alaire.

2° *Muscles du processus pleuro-alaire (Z)* : c'est un petit faisceau de muscles insérés en éventail sur le sclérite préalaire *Pa*, et venant converger sur un apodème fixé à la base du bord antérieur interne du processus pleuro-alaire. L'action de ces muscles ne peut ainsi s'exercer que perpendiculairement au plan de la crête endopleurale ;

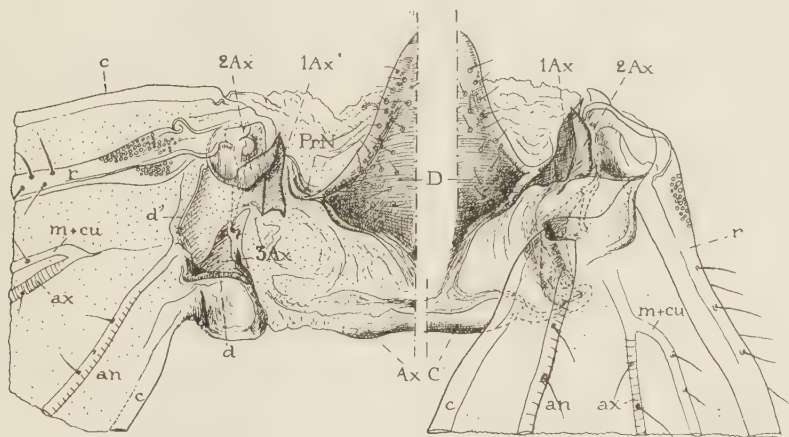


Fig. 53. — Bases des ailes antérieures, la droite fléchie, la gauche étalée, montrant les positions relatives des sclérites et le mode de plissement du champ anal. Même légende que pour la fig. précédente. *AxC* : corde axillaire ; *D* : dorsum ; *PrN* : processus notal alaire antérieur. Remarquer que les sclérites *1Ax* et *2Ax* se déplacent vers l'arrière lorsque l'aile passe de la position fléchie à l'étalement.

leur contraction doit, par suite, tirer le processus pleural vers l'avant ; mais il faut noter que le sclérite préalaire *Pa*, qui leur sert d'insertion proximale, est isolé au milieu d'une aire membraneuse ; il paraît plus mobile que la base du processus, laquelle appartient à une région fortement sclérifiée. Aussi, le rôle de ces muscles est-il tout à fait énigmatique.

Ils sont innervés par le nerf alaire.

3° *Muscle coxo-basalaire (E)* : c'est le muscle épisterno-coxal décrit précédemment (p. 132). Comme il s'insère sur la crête interne du sclérite basalaire, et que celle-ci est reliée au bord antérieur de

la base de l'aile par un épaissement ligamentaire du tégument, il provoque la dépression de cette base ; par suite il joue le rôle d'extenseur ou d'élévateur.



Fig. 54. — Musculature de l'aile antérieure droite (reconstitution) — Sclérites notés comme fig. 52. — *E* : muscle coxo-basanal (épisterno-coxal) ; *F*, *F'* : coxo-subalaires ; *I* : coxo-notal postérieur ; *lt* : ligament reliant le sclérite basalaire au bord interne du mesotergum ; *lt'* : ligament reliant le sclérite subalaire au bord postérieur de l'aile ; *Pa* : sclérite préalaire ; *V* : muscle épisterno-notal ; *W*₁ : endopleuro-basanal ; *W*₂ : endopleuro-notal ; *W*₃ : endopleuro-notoptéral ; *Z* : muscles du processus pleuro-alaire.

Il est desservi par une branche du nerf 1 (voir chapitre VI, système nerveux).

4° *Muscle droit coxo-subalaire (F)* : c'est le muscle épiméro-

coxal. Sa contraction abaisse la crête apodématique du sclérite subalaire, et par suite, doit provoquer la dépression de la 3^e axillaire, puisque celle-ci est reliée par un ligament à la plaque subalaire.

Il est desservi par le nerf noté 3.

5° *Muscle oblique coxo-subalaire* (F') : muscle grêle qui se détache du bord postérieur de la hanche dans la même région que le muscle coxo-tergal C ; il se dirige obliquement vers le haut et l'avant, antérieurement au muscle F contre lequel il s'applique ; il s'insère sur la lame interne du sclérite subalaire, à l'extrémité ventrale d'une crête insérée à peu près perpendiculairement sur cette lame. Son action paraît s'ajouter à celle du muscle précédent ; il est innervé, comme lui, par le nerf 3. *Il manque dans le méthorax.*

6° *Muscle endopleuro-basanal* (W_1) : inséré à peu près au milieu de la crête endopleurale, sur la face postérieure de celle-ci, il se dirige obliquement vers le haut, l'arrière et l'extérieur pour s'attacher sur la face interne de la 3^e axillaire. Il produit une dépression particulière de ce sclérite, avec rotation qui entraîne la face interne de celui-ci vers le bas et l'intérieur. Il est desservi par le nerf 3.

7° *Muscle endopleuro-notal* (W_2) : il s'attache un peu plus dorsalement que le précédent sur la crête endopleurale, et se dirige vers le bord notal postérieur de l'aile, auquel il s'attache. Il contribue à la dépression de ce bord notal, donc à l'élévation de l'aile. Il est également innervé par une branche du nerf 3.

8° *Muscle endopleuro-notoptéral antérieur* (W_3) : muscle assez large, mais très court, dont l'insertion proximale se trouve dans une fossette creusée à la base du processus pleuro-alaire, sur la face antéro-interne. L'insertion distale se fait sur la partie antérieure de la 1^{re} axillaire. Ce muscle doit jouer un rôle dans l'extension de l'aile, en déprimant $1Ax$.

9° *Muscle coxo-notal postérieur* (I) : il se détache du bord postérieur de la hanche, en arrière du muscle C ; c'est d'abord un faisceau étroit, dont les fibres divergent en éventail en se rapprochant de la face dorsale, pour s'insérer au niveau du bord postérieur de la base de l'aile, sur la membrane tergaie. En déprimant celle-ci, il contribue à l'élévation de l'aile. Il est innervé par une branche du nerf 3.

III

Les mouvements des ailes.

Les mouvements fondamentaux d'une aile d'Insecte fléchie au repos ont été si souvent étudiés qu'il paraît superflu d'y revenir ici. Pourtant, chez *Stenopsocus* (et les autres Psoques ailés), les faits ne correspondent pas exactement au mécanisme résumé par SNODGRASS dans son travail de 1927, relativement aux ailes du groupe orthoptéroïde.

Pour fixer les idées, précisons le sens des expressions employées : lorsque les ailes sont appliquées le long du corps, elles sont dites *fléchies* ; quand l'insecte les déploie dans le plan horizontal, elles sont en *extension* ; les battements produisant le vol sont des mouvements d'*élévation* et de *dépression*, accompagnés d'une rotation suivant l'axe longitudinal.

1. *Flexion de l'aile.* — Si, ayant étendu une aile antérieure de *Stenopsocus*, on l'abandonne à elle-même, on la voit reprendre sa position fléchie. La région membraneuse postérieure, qui relie le champ anal au mésonotum, se creuse en une gouttière dans laquelle viennent se loger les bourrelets chitineux notés *e* et *d*, qui sont alors fortement pliés. En même temps, le sclérite $3Ax$ s'incline vers le bas, l'avant et l'intérieur, pivotant autour de son sommet ventral (celui qui est en relation avec le processus subalaire). Avec un léger retard, la région antérieure de l'aile est entraînée vers l'arrière ; la radiale, tournant autour de son articulation proximale, vient se placer le long du corps, la costale en dessous. Finalement, l'aile se trouve appliquée contre la paroi latéro-dorsale du corps, sa membrane formant avec celle de sa symétrique le toit qui est un des caractères de la silhouette du Psoque au repos. Les nervures anale et costale postérieure sont légèrement en saillie dorsalement, et l'aire membraneuse comprise entre le bourrelet *e* et le bord notal de l'aile est profondément déprimée, le bourrelet *d'* étant lui-même fortement arqué.

Comment expliquer ces mouvements ? Sans aucun doute, la cause initiale est la dépression du sclérite $3Ax$, et par conséquent la contraction du muscle W_1 qui s'insère sur lui. C'est l'explication classique. Remarquons cependant que si l'on sectionne les muscles qui

agissent sur la base de l'aile, de manière à les séparer de leurs insertions ventrales, le même mouvement de flexion se produit encore lorsqu'on libère l'aile étalée, ce qui prouve que l'élasticité de cette dernière, et peut-être aussi des sclérites voisins, tend normalement à produire la flexion. Mais le mouvement est alors beaucoup plus lent, et l'action du muscle W_1 est, pratiquement, prépondérante. Il faut en outre noter qu'une accélération du mouvement de rotation de la radiale vient compliquer le processus ; elle est probablement provoquée par l'action du bourrelet d' sur le sclérite $2Ax$, et peut-être (?) aussi, directement, par l'entrée en contact de $3Ax$ avec les apophyses a et b de la 2^e axillaire.

2. **Extension de l'aile.** — D'après les auteurs classiques, ce mouvement est produit : 1^o Par la contraction du muscle subalaire, qui étale l'aile, perpendiculairement au plan sagittal, dans un plan vertical ; 2^o Par la contraction du muscle basalaire, qui ramène l'aile dans le plan horizontal (cf. SNODGRASS, *loc. cit.*). Le premier temps de l'extension s'explique par le fait expérimental suivant : la dépression de $2Ax$, obtenue en appuyant sur ce sclérite, aboutit à l'extension dans le plan vertical ; or, la plaque $2Ax$ est reliée au sclérite subalaire par un ligament ; donc, la contraction du muscle subalaire doit déclencher l'extension de l'aile.

Il faut reconnaître que cette explication ne convient pas pour les Psoques, puisque, chez ceux-ci, la plaque subalaire n'est pas reliée à la 2^e axillaire par un ligament ; au contraire, on a vu qu'elle est rattachée à la 3^e axillaire ; par suite, sa dépression, en abaissant celle-ci postérieurement, aide à l'abaissement (peut-être aussi à la flexion ?) de l'aile. En réalité, le problème se pose autrement. Si l'on observe un Psoque prenant son essor, on le voit d'abord sauter, grâce à une vigoureuse détente des pattes postérieures ; ses ailes se déploient alors brusquement, si rapidement d'ailleurs qu'il est impossible de saisir le moindre temps d'arrêt entre l'extension et l'élévation ; de même, la flexion se produit dès que l'insecte est franchement posé. Ainsi, le mouvement d'extension n'est qu'un cas particulier de l'élévation, et, comme elle, il peut être produit par la dépression de la base notale de l'aile ; cette dépression, transmise aux sclérites $1Ax$ et $2Ax$, fait d'abord tourner la radiale de manière à ramener sa face dorsale vers le haut, tandis que les têtes des nervures subcostale et radiale décrivent un arc de cercle de l'avant vers le bord notal de l'aile ; la costale est alors perpendiculaire au

plan sagittal, et l'aile est complètement étendue. Quels sont les muscles intéressés par ce mouvement? D'évidence, tous ceux qui peuvent provoquer l'abaissement du bord notal; mais il est possible que certains aient une action prépondérante, notamment pour la rotation de la radiale : c'est vraisemblablement le cas du muscle

endopleuro-notoptéral W_3 , qui agit directement sur la 1^{re} axillaire.

3. *Élévation et dépression.* —

Ces mouvements opposés peuvent s'expliquer de la façon suivante : toute dépression du bord notal de l'aile provoque un affaissement de la base dorsale de celle-ci, et par suite l'élévation. Inversement, toute dépression du bord pleural, ou toute élévation du bord notal produit l'abaissement de l'aile. En conséquence, on peut classer ainsi les muscles moteurs de l'aile.

a) *Muscles éleveurs.* — 1^o *Muscles directs* (insérés directement sur la base notale).

Muscle épisterno-notal V .

Muscle endopleuro-notoptéral W_3 .

Muscle endopleuro-notal W_2 .

Muscle coxo-notal I .

2^o *Muscles indirects* (sans aucune relation avec la base de l'aile) : ce sont ceux qui peuvent déprimer tout le scutum, c'est-à-dire :

Muscle tergo-sternal K .

Muscle tergo-trochantinal K' (pour le métathorax).

Muscles dorsaux-obliques DO :

ceux-ci, en effet, ont une telle inclinaison qu'ils ne peuvent agir que comme déprimeurs du scutum ; c'est d'ailleurs ce qu'on observe chez la Cigale et de nombreux Diptères (cf. SNODGRASS, 1927).

TRIBAGA ajoute les muscles tergo-coxal C et tergo-trochantérien A , mais considère les muscles DO comme des déprimeurs indirects.

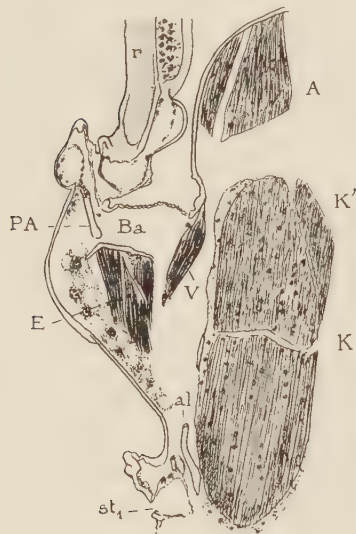


Fig. 55. — Portion de coupe transversale du mésothorax de *Stegnopsocus stigmaticus*, montrant l'insertion notale du muscle V . — A : muscle tergo trochantérien ; al : nerf alaire (à côté un de ses rameaux trachéens) ; Ba : sclérite basalaire ; E : muscle coxo-subalaire ; K : muscle dorso-ventral mésothoracique antérieur ; PA : processus pleuro-alaire ; r : nervure radiale (son champ sensoriel en coupe) ; st_1 : stigmate mésothoracique ; V : muscle épisterno-notal.

b) *Muscles dépresseurs*. — 1° *Muscles directs* (insérés directement sur la base pleurale).

Muscle coxo-basalaire *E*.

Muscle droit coxo-subalaire *F*.

Muscle oblique coxo-subalaire *F'* (pour le mésothorax).

2° *Muscles indirects*.

Muscles dorsaux longitudinaux *DL* : leur contraction raccourcit en effet le notum dans le sens longitudinal, et par conséquent bombe sa face dorsale, c'est-à-dire relève le bord notal de l'aile.

IV

Réflexions sur le développement de la musculature alaire.

Si l'on compare les développements relatifs des muscles précédents, on constate que les muscles indirects sont les plus puissants. Or, ce sont des muscles somatiques, qui, morphologiquement, sont absolument indépendants des ailes, puisqu'ils existent chez des larves aptères, et qu'on leur connaît des homologues chez les Aptérygotes. Ainsi, ils doivent être considérés comme préexistant à l'organe de vol ; et pourtant, ils paraissent être parfaitement adaptés à la fonction de moteurs alaires.

Parlera-t-on de préadaptation ? Si, chez les Ptérygotes, les muscles dorsaux du ptérothorax sont préadaptés à la propulsion des ailes, ils doivent être bien développés chez tous les Insectes qui volent effectivement ; or, ils manquent totalement chez les Odonates adultes, qui sont cependant réputés pour la puissance et la rapidité de leur vol. Dira-t-on que la préadaptation n'existe que pour certains groupes ? C'est se payer de mots. Ici encore, il faut dissocier morphologie et physiologie. Les muscles longitudinaux dorsaux existent typiquement (on pourrait dire primitivement) dans les segments thoraciques des Arthropodes ; une évolution morphologique indéniable a pu entraîner leur disparition dans certains ordres, tandis qu'ils ont pris chez d'autres ordres, un développement considérable ; dans ce dernier cas, il se trouve qu'ils peuvent participer activement aux mouvements des ailes chez certains Ptérygotes. Voilà les faits. Mais rien ne permet d'affirmer que ces muscles sont très développés parce qu'ils doivent servir au vol ; ou

qu'ils sont atrophiés (comme chez les Isoptères), ou absents, parce qu'ils sont inutiles. On objectera que, souvent, il y a une relation entre le développement des ailes et celui des muscles dorsaux ; par exemple, les femelles microptères ou aptères appartenant à des espèces à mâles normalement ailés montrent une réduction notable de la musculature dorsale. Mais admettre qu'il s'agit là d'une relation de cause à effet, et que la réduction de l'aile a entraîné celle des muscles, c'est faire un raisonnement simpliste ; on pourrait tout aussi bien dire : la régression des muscles a provoqué l'atrophie des ailes. On oublierait d'ailleurs une troisième hypothèse : les deux faits sont liés à une cause « interne », d'origine métabolique ou autre, qui n'a rien à voir avec la nécessité ou l'utilité du vol. Il semble que, libéré des contingences finalistes, le problème soit mieux posé ainsi.

Une autre remarque fera d'ailleurs ressortir l'absence de relation *nécessaire* entre le développement de l'organe de vol et son utilisation. La surface alaire d'un Psoque est considérable par rapport à la taille de l'insecte, et la musculature correspondante est proportionnée à cette surface. Les Psoques apparaissent ainsi comme des Insectes favorisés, anatomiquement, quant à l'appareil de vol. Or, ils n'utilisent que fort peu cet appareil ⁽¹⁾ ; dans nos régions, il est rare d'en capturer au filet ; lorsqu'on les chasse au parapluie, ce sont, pratiquement, les derniers Ptérygotes qui restent sur la toile, avec des Coléoptères ; on peut, pendant des heures, les voir sur des troncs d'arbres, immobiles ou broutant les Algues microscopiques de l'écorce, sans se détacher une seule fois pour voler ; même si on les inquiète, ils fuient en courant. Ainsi, la possession d'ailes, même apparemment complètes ou anatomiquement « parfaites », n'est pas suffisante pour qu'elles servent ⁽²⁾ ; leur utiliza-

(1) PEARMAN dit cependant qu'ils peuvent accomplir de longs raids (1928, p. 267) Mais on peut interpréter aujourd'hui cette indication grâce aux résultats donnés par l'étude du « plankton aérien ». M. BERLAND, chassant des Insectes en avion à différentes altitudes, a capturé un exemplaire de *Lachesilla pedicularia* L., en compagnie d'autres Insectes qui, tous, sont de mauvais voiliers (il y avait même des Collembolés) ; ces Insectes, très légers, avaient certainement été entraînés par des courants aériens contre lesquels il leur est impossible de lutter. Si des Psoques ont pu franchir de longues distances, il n'est donc pas interdit de penser que le vol actif n'a joué là qu'un rôle négligeable.

(2) On sait que certains Coléoptères carabiques, encore que pourvus d'ailes postérieures normalement développées, ne volent jamais.

tion est conditionnée par d'autres facteurs. Dans le cas présent, ceux-ci paraissent dépendre, dans une certaine mesure, du milieu extérieur ; ainsi on constate que les Psoques s'envolent plus facilement au soleil, ou lorsque la température est élevée ; pendant la nuit, une lumière peut également provoquer l'essor (les Psoques capturés par l'expédition de VoELZKOV dans l'Est africain l'ont été dans ces conditions (ENDERLEIN, 1908). En définitive, tout paraît se ramener à une question de tonus ; dans les conditions habituelles : lumière diffuse, température peu élevée, ce tonus est normalement très faible : les Psoques sont des insectes lents et « paresseux ». Les excitations périphériques deviennent-elles plus intenses ? Qu'elles soient d'ordre thermique, tactile, olfactif ou lumineux, le tonus s'accroît, et, à un moment donné, il peut être suffisant pour rendre le vol possible ; parmi les excitations permettant d'atteindre cet état physiologique, celles qui sont d'ordre lumineux et thermique paraissent plus importantes que les autres.

CHAPITRE VI

LE SYSTÈME NERVEUX THORACIQUE

I

La chaîne nerveuse ventrale.

Le caractère saillant de la chaîne ganglionnaire ventrale est la condensation de sa partie postérieure, condensation sur laquelle RIBAGA et NOLAND ont déjà insisté.

Du ganglion sous-œsophagien, qui, on l'a vu, pénètre assez profondément dans le collum, partent deux connectifs assez longs, très rapprochés l'un de l'autre, qui le relient au ganglion prothoracique G_1 (fig. 56), situé entre les orifices des hanches antérieures. Ce ganglion se continue en arrière par deux connectifs courts, séparés l'un de l'autre seulement sur une faible distance, et qui aboutissent au ganglion mésothoracique G_2 . Celui-ci, placé en avant des orifices des hanches moyennes, est fusionné au ganglion suivant G_3 , dont il n'est séparé que par un faible rétrécissement correspondant à des connectifs excessivement réduits. Le ganglion métathoracique G_3 , presque entièrement logé dans le mésothorax, se tronque brusquement vers l'arrière pour se continuer par un cordon allongé G_a , comprimé entre les deux branches de la furca du métathorax, et d'où partent les nerfs abdominaux : ce cordon représente les centres ganglionnaires de l'abdomen.

Au point de vue histologique, il y a peu à dire. Les ganglions sont entourés par un périnèvre extrêmement délicat ; les cellules nerveuses sont localisées vers les faces ventrale et dorsale de chaque ganglion, surtout aux extrémités ; la région dorsale du ganglion abdominal est particulièrement riche en noyaux. Latéralement, on ne trouve qu'une écorce discontinue et mince, sauf autour de la racine de quelques nerfs, où la densité cellulaire est plus grande. Enfin, quelques files de cellules soulignent les extrémités des connectifs, et, en particulier, un îlot de noyaux indique

la position des connectifs méso-métathoraciques dans le plan sagittal, entre les ganglions G_2 et G_3 .

Dans l'ensemble, la plus grande partie des ganglions est constituée par des fibres nerveuses (Punktsubstanz).

II

Les nerfs prothoraciques (fig. 56 et 57).

a) *Nerf intercalaire*. — De chaque connectif céphalo-prothoracique se détache, un peu en avant de G_1 , latéralement et du côté externe, un nerf i très court, mais assez volumineux, qui se recourbe rapidement vers le haut pour s'épanouir en grosses plaques motrices sur la face ventrale des muscles longitudinaux ventraux LV_1 . C'est le nerf intercalaire prothoracique.

Il se continue par une anastomose a , qui, passant sous LV_1 , le relie au nerf de la première paire (1) du ganglion G_1 . Ainsi, des fibres peuvent passer directement du connectif au nerf 1; autrement dit, ce dernier peut contenir une proportion importante de fibres de l'intercalaire.

b) *Nerfs ganglionnaires* ⁽¹⁾.

1° *Nerf prothoracique antérieur dorsal* : 1. — Ce nerf se détache du ganglion à la limite antérieure de celui-ci, latéro-dorsalement; il se dirige d'abord vers le bas et l'avant, puis vers l'extérieur, en passant sous les longitudinaux ventraux LV_1 , et il suit la paroi collaire parallèlement au connectif. Il reçoit alors l'anastomose an du nerf intercalaire, s'infléchit vers la face dorsale du collum, émet une branche u qui se ramifie pour desservir les muscles L , e , LL et E , puis, un peu plus en avant, une autre pour les muscles DVL . Il se renfle alors en une sorte de ganglion (?) collaire d'où partent trois branches principales x , y et z . Le nerf x s'élève à peu près verticalement, en obliquant légèrement vers l'arrière et dessert le muscle G (tergo-pleural) et les longitudinaux

(1) Le ganglion prothoracique émet cinq paires de nerfs. Ceux-ci ont été notés, sans idée préconçue, au cours de leur reconstitution par la méthode des coupes; je n'ai pas jugé utile de modifier les numéros que le hasard leur a attribués. Pour simplifier la description, il ne sera étudié qu'un nerf de chaque paire, la symétrie n'étant altérée d'aucune manière.

dorsaux, ainsi que le tégument du tergite. La branche *y*, courte, donne les plaques motrices des muscles collaires *S* et *T*.

Quant à la branche *z*, qui est très difficile à suivre, elle s'insinue entre l'extrémité antérieure de la plaque latéro-cervicale et le tégument collaire, en remontant vers la face dorsale, et dessert les muscles occipito-latéro-cervicaux (ou dorso-ventraux antérieurs *DVA*) ; ensuite elle se dirige vers le domaine labial et devient la branche $\frac{1}{2}$ du sympathique labial. Ainsi, les muscles collaires sont desservis par le nerf *1*, mais à cause de la fusion des rameaux $\frac{1}{2}$ (labial) et *z* (prothoracique), ils peuvent recevoir des fibres d'origine labiale. Cela rend leur interprétation plus délicate.

Pour terminer, il faut signaler une branche tégumentaire ventrale qui part du même renflement, se dirige vers la tête et se termine par un organe chordotonal très développé, qui va de l'extrémité céphalique de la plaque latéro-cervicale au bord antérieur du protergum, latéralement. Cette branche donne aussi une petite ramification pour le sclérite latéro-cervical.

2° *Nerf prothoracique antérieur ventral* : 2. — Ce nerf se détache latéro-ventralement du bord antérieur du ganglion, à peu près dans le même plan vertical que le nerf *1*. Il se dirige aussitôt vers le bord antérieur de la hanche et pénètre dans celle-ci après avoir envoyé un rameau tégumentaire à l'articulation coxo-sternale. Dans la hanche, il dessert le muscle *m*, descend vers le trochanter en suivant la paroi coxale antérieure ; il innerve alors le muscle *B'* (élévateur antéro-transverse), puis va s'anastomoser avec le nerf du télopodite, noté 4.

3° *Nerf prothoracique antérieur labial* : 5. — Il pourrait être considéré, jusqu'à un certain point, comme une branche latérale du précédent, car les deux racines sont presque confondues, celle de 5 étant dorsale par rapport à celle de 2 ; mais dans le ptérothorax, ces deux nerfs sont complètement distincts. Ce nerf 5 envoie immédiatement vers l'avant une ramification pour le muscle *X*, puis se continue vers l'arrière et s'épanouit en une arborescence de filets qui se répartissent entre les muscles *A*, *A'* et *a*.

4° *Nerf prothoracique postérieur dorsal* : 3. — Il naît latéralement du bord postérieur du ganglion, près de la face dorsale de celui-ci. Il se dirige d'abord transversalement, en passant en avant du bras furcal, puis s'incurve et remonte vers le protergum. Avant

son changement de direction, il détache ventralement une branche 3' qui pénètre dans la hanche où elle dessert les muscles B_1 et B , c'est-à-dire les deux élévateurs externes, antérieur et postérieur, du trochanter. Au point où cette branche 3' se bifurque pour envoyer des rameaux à B_1 et à B , elle reçoit une fine anastomose w du nerf 4, et émet un filet tégumentaire excessivement ténu pour le bord postérieur de la hanche.

Quant à la partie principale ascendante du nerf 3, elle suit d'abord, extérieurement, le bras furcal, envoie un rameau moteur aux muscles Y et J , passe sous et en arrière de Y , suit un instant le muscle intersegmentaire U , et va alors se ramifier, en revenant vers l'avant, dans les fibres des muscles C et F .

5° *Nerf prothoracique postérieur ventral* : 4 (ou nerf du télépodite). — C'est le plus gros nerf du ganglion prothoracique, le seul qu'ait figuré RIBAGA. Il se détache franchement de la face ventrale du ganglion, et pénètre aussitôt dans la hanche. Il donne l'anastomose w qui va à la branche 3' du nerf 3, puis deux petits nerfs, l'un postérieur pour le muscle D , l'autre latéro-interne pour le muscle D' . Il suit alors l'apodème des déprimeurs du trochanter, d'abord en arrière, puis vers l'extérieur, et il pénètre dans le trochanter après avoir fusionné avec le nerf 2. Dans les autres articles de la patte, il dessert les muscles et le tégument.

*
* *

Comme on le voit, l'innervation du prothorax est assez complexe ; si l'on met à part le cas de l'intercalaire, sur lequel on reviendra plus loin, deux faits doivent retenir l'attention. C'est, en premier lieu, l'existence de deux nerfs (et même trois, en tenant compte de la branche 3' du nerf postérieur dorsal), pénétrant dans la hanche ; ce n'est pas inédit : HAMMAR (1910, pl. 6, fig. 2) représente chez la larve de *Corydalid* deux nerfs, notés c_1 et c_2 , s'enfonçant dans la coxa de chaque patte ; malheureusement, il ne dit rien de leur destinée. En outre, la maxille de *Stenopsocus* montre une disposition analogue : le stipes, équivalent morphologique de la coxa, contient deux branches du nerf maxillaire, et celles-ci fusionnent avant la pénétration du rameau principal dans le palpe, qui représente le télépodite de l'appendice. Ce parallélisme est remarquable.

L'autre fait, c'est l'indépendance qui existe entre l'innervation des muscles moteurs de la patte et la fonction de ces muscles. Ainsi, les dépresseurs trochantériens sont desservis par deux nerfs différents : les muscles *A*, *A'* et *a*, qui sont des éléments thoraciques de ces dépresseurs, reçoivent l'influx moteur du nerf 5, tandis que les muscles *D* et *D'*, qui sont des éléments coxaux, sont innervés par

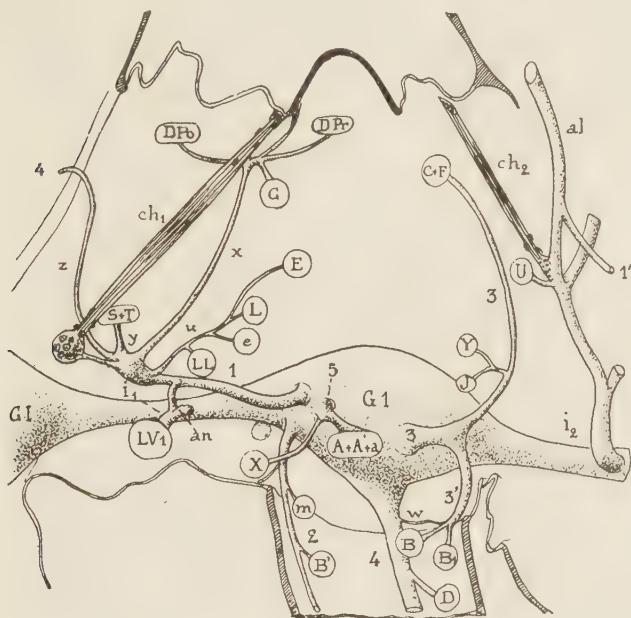


Fig. 57. — Vue latérale des nerfs prothoraciques et de l'intercalaire mésothoracique du côté gauche (reconstitution). — *i*₁ : intercalaire prothoracique; *an* : son anastomose avec le nerf 1; 1, 2, 3, 4, 5 : nerfs prothoraciques; *i*₂ : intercalaire mésothoracique; 1' : branche alaire du nerf 1 mésothoracique; *al* : nerf alaire; *GI* : ganglion sous-œsophagien; *G*₁ : ganglion prothoracique; *ch*₁ : organe chordotonal prothoracique antérieur; *ch*₂ : organe chordotonal prothoracique postérieur (fortement redressé); *u*, *x*, *y*, *z* : branches collaires du nerf 1; *w* : anastomose coxale des nerfs 3 et 4.

le nerf 4. Parmi les éleveurs du trochanter, les muscles externes *B* et *B*₁, encore qu'insérés, l'un en avant, l'autre en arrière, dépendent du nerf 3 (et peut-être aussi de 4, par l'anastomose *w*), alors que le muscle antérieur transverse *B'*, dont le point d'attache sur le trochanter est le même que celui de *B*, est desservi par le

nerf 2 (peut-être sous le contrôle de 4, puisque les deux nerfs fusionnent). Ainsi, d'évidence, la physiologie ne commande pas les dispositions anatomiques; or, celles-ci ne peuvent être attribuées au hasard, puisqu'on les retrouve, absolument comparables, dans les deux autres segments thoraciques; cela prouve, au moins, l'existence d'un dynamisme ontogénique indépendant de tout finalisme. Par voie de conséquence, cela montre l'intérêt des recherches morphologiques lorsqu'elles ne négligent aucune donnée; dans cet ordre d'idées, l'étude des complexes neuro-musculaires est particulièrement instructive, tandis que les descriptions séparées de systèmes musculaires ou de systèmes nerveux restent d'un médiocre intérêt.

III

Les nerfs mésothoraciques (fig. 56 et 51).

Comme le ganglion prothoracique, le ganglion mésothoracique donne cinq paires de nerfs; en outre, une paire de nerfs intercalaires se détachent des connectifs pro-mésothoraciques.

Disons immédiatement que ces cinq paires sont homologues de celles qui ont été décrites dans le chapitre précédent. Toutefois, à cause de la présence des ailes, certains nerfs prennent une importance spéciale: ce sont les intercalaires et ceux de la première paire; l'absence de la région collaire entraîne par ailleurs des modifications dans leur comportement.

Nerf intercalaire (i_2). — Il se dirige d'abord transversalement vers l'extérieur, et s'incurve ventralement pour innerver les muscles longitudinaux ventraux latéraux LVL_2 , homologues des longitudinaux ventraux prothoraciques LV_1 . Ensuite les faits se compliquent.

1° De la branche motrice des muscles LVL_2 se détache un petit nerf qui revient vers l'avant, dessert d'abord les muscles longitudinaux ventraux intermédiaires LVL_2 , puis les muscles exclusivement prothoraciques d_2 et d_1 ; ce dernier fait indique que le nerf intercalaire II contient des fibres qui viennent du ganglion prothoracique.

2° Après s'être incurvé pour donner la branche motrice de LVL_2 ,

le nerf intercalaire se poursuit sous forme d'un gros tronc appliqué contre la face antérieure du muscle dorso-ventral *K*; il atteint ainsi à peu près la hauteur de l'œsophage, et se bifurque en donnant deux grosses branches, l'une interne, l'autre externe. Le point de



Fig. 58. — Coupe transverse du mésothorax de *Stenopsocus stigmaticus*, montrant la branche interne de l'intercalaire mésothoracique *i*₂ embrassant les muscles longitudinaux dorsaux *DL*. — *al* : nerf alaire; *A*, *DO*, *E*, *K*, *K'*, *V*, *Z* : muscles ainsi notés; *Al* : aile antérieure gauche; *ao* : aorte; *œ* : œsophage; *LV* : glandes labiales ventrales; *l. d.* : canaux des glandes dorsales; *c. d.* : cæca dorsaux de ces glandes; *1*, *2*, *3* : leurs cæca ventraux; *tr* : trachées; *Ba* : apodème interne du sclérite basalaire.

bifurcation est un nœud intéressant; il en part, outre les deux branches susdites :

- 1) Un organe chordotonal qui se dirige obliquement vers l'épimère prothoracique, sur le bord dorsal duquel il s'insère;
- 2) Le nerf moteur du muscle intersegmentaire *U* (antecosta mésothoracique-furca prothoracique) court mais assez fort;

3) Un petit nerf transversal interne, qui longe le ligament intersegmentaire aboutissant à la spina prothoracique, et dessert le muscle longitudinal ventral médian LVM_2 .

4) Un petit nerf ventral très court qui dessert le muscle h_2 mésothoracique.

La branche interne du nerf intercalaire (i_2) contourne le muscle K en s'élevant obliquement vers le mésotergum; elle s'insinue entre ce muscle, qu'elle innerve, et les longitudinaux dorsaux DL ; elle embrasse alors ceux-ci (fig. 58) et les dessert, tandis qu'une branche postérieure se divise, à peu près à la moitié de la longueur du mésothorax, en plusieurs rameaux qui se distribuent aux faisceaux des dorsaux obliques DO . Cette branche interne de l'intercalaire est donc le nerf moteur des muscles dorsaux mésothoraciques; elle paraît ainsi homologue de la branche x du nerf 1 prothoracique (par suite, cette dernière doit être formée principalement de fibres fournies par l'intercalaire i_1); elle reçoit en outre une anastomose du sympathique dorsal.

Quant à la branche externe, elle contribue à la formation du *nerf alaire*. En effet, elle rejoint presque immédiatement, contre la face antérieure du muscle K , la branche antérieure du nerf 1 , dont il sera question plus loin, et qui forme ce *nerf alaire*. Ainsi, la branche externe de l'intercalaire doit être regardée comme l'homologue de l'anastomose a existant entre le nerf 1 et l'intercalaire prothoraciques.

Nerf mésothoracique antérieur 1. — Il se détache latéralement du bord antérieur du ganglion; il s'infléchit d'abord légèrement vers le basisternum, donnant un petit nerf tégumentaire ventral qui, après avoir envoyé un organe chordotonal au pli articulaire coxal antérieur, va lui-même à l'hypoderme sternal (fig. 59). Le nerf 1 se continue ensuite vers l'avant, parallèlement à la chaîne nerveuse; il s'incurve presque à angle droit et remonte vers la face dorsale en suivant d'abord le muscle K du côté interne; il contourne ce muscle par l'avant, restant ventral par rapport à l'intercalaire, puis se divise en deux branches.

La branche antérieure, qui reçoit presque aussitôt l'anastomose de l'intercalaire signalée précédemment, contribue à former, avec celle-ci, le *nerf alaire*. Comme elle est d'une observation très difficile, je donne une série de coupes transversales qui ne laissent

aucun doute sur son existence et montrent ses rapports avec l'intercalaire (fig. 60).

La branche postérieure longe le muscle *K* extérieurement, et dessert les muscles pleuro-coxaux antérieurs *e*, *E* et *e'* (peut-être aussi les fibres externes de *K*?). Mais, avant de détacher la branche motrice du muscle *E*, elle donne un petit rameau qui, remontant vers la face dorsale en longeant l'épisternum, rejoint la crête endopleurale au voisinage de l'insertion des muscles *W*₁. Là, ce rameau retrouve une branche du nerf 3 (postérieur dorsal mésotho-

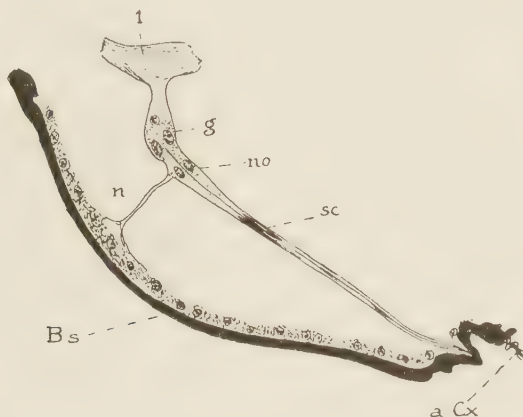


Fig. 59. — Organe chordotonal ventral mésothoracique. — *a.Cx* : articulation du bord antérieur de la hanche; *Bs* : basisternum; *g* : cellules nerveuses de l'organe; *no* : noyaux des scolopophores; *n* : rameau tégumentaire; *sc* : clous scolopaux; *1* : racine du nerf mésothoracique ainsi noté (le ganglion n'est pas représenté).

racique), à laquelle il s'unit (fig. 51). Ainsi, il y a une anastomose entre les nerfs 1 et 3 dans le mésothorax; on verra qu'il en est de même dans le métathorax; par contre, je ne l'ai pas trouvée dans le prothorax.

Nerf alaire. — Il résulte, comme on l'a vu, de la fusion de deux rameaux venant, l'un du nerf 1, l'autre de l'intercalaire. A partir de la jonction de ceux-ci, il s'élève obliquement vers le mésotergum, formant un V avec la branche interne de l'intercalaire (fig. 58 et 60 A). Il se glisse entre l'épisternum et le muscle *K*, et, à peu près au niveau du plan horizontal passant par la face ventrale des muscles longitudinaux dorsaux *DL*, il détache un rameau qui donne immé-

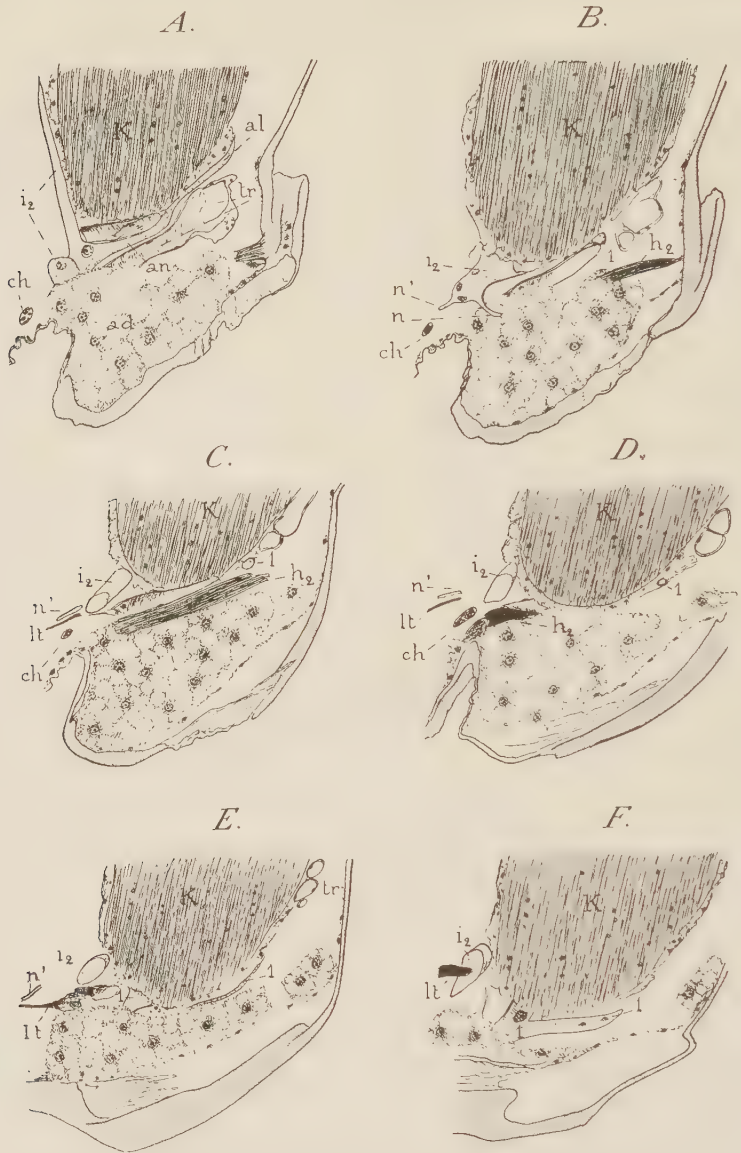


Fig. 60. — Coupes transverses successives de la région antérieure du mésothorax de *Stenopsocus stigmaticus*, montrant l'origine du nerf alaire gauche (coupe A antérieure). — *ad* : tissu adipeux ; *al* : nerf alaire ; *an* : branche anastomotique entre le nerf intercalaire et le nerf 1 ; *ch* : organe chordotonal prothoracique ; *i₂* : intercalaire mésothoracique ; *K* : muscle tergo-sternal antérieur ; *lt* : ligament spinal ; *n* : nerf moteur de *h₂* ; *n'* : nerf moteur du muscle longitudinal ventral médian ; *tr* : trachées. *Nota* : dans la coupe E, la branche alaire du nerf 1, appliquée contre la trachée, a pris une forme rubanée qui en rend l'observation difficile, mais on reconnaît la structure fibrillaire à l'immersion.

diatement un organe chordotonal allant du bord antérieur de l'épisternum à la crête anté-costale mésothoracique (*ch*, fig. 48).

Ensuite, il innerve le muscle épisterno-notal *V*, qu'il longe en s'appliquant sur sa face postérieure ; il passe en avant de la crête basalaire, puis sous les muscles alaires antérieurs *Z*, auxquels il détache une branche motrice. Il se divise alors en deux rameaux : l'un va, latéralement et du côté externe, à un faisceau de petits organes chordotonaux logés dans la membrane articulaire antérieure de l'aile ; l'autre franchit dorsalement les muscles *Z*, et se ramifie à son tour en envoyant d'abord une branche dans la nervure radiale, puis une autre postérieure qui atteint la région d'où partent les autres nervures ; avant de pénétrer dans celles-ci, elle dessert un organe chordotonal postérieur, formé de quelques scolopophores seulement, et qui s'attache distalement sur l'épimère, en arrière de l'insertion du muscle subalaire *F*.

Autres nerfs du ganglion mésothoracique. — Quelques remarques de détail sont à formuler à leur sujet. Le nerf 5 est plus long que dans le prothorax, ce qui paraît en rapport avec le développement considérable du muscle tergo-trochantérien *A*, dans lequel il se ramifie. Dès son origine, il envoie vers l'arrière une petite branche 5' aux muscles furco-trochantériens *a*, puis il s'élève le long de *A* vers le mésotergum. C'est également lui qui innerve le muscle *X*.

Le nerf noté 2, avant de pénétrer dans la hanche, détache vers l'extérieur un petit rameau transversal qui, passant entre les muscles *A* et *K'*, va au tégument de la région trochantinale. Pour le reste, il se comporte dans la hanche de la même façon que son homologue prothoracique, desservant les mêmes muscles et finissant par s'unir au nerf 4, un peu avant que celui-ci pénètre dans le trochanter.

Le nerf noté 3, en plus des homologues des muscles prothoraciques *C*, *Y*, *J*, *F*, *B* et *B*₁, innerve la musculature alaire postérieure (épimérale), c'est-à-dire les muscles *I*, *F'*, *W*₁, *W*₂ et *W*₃. Comme dans le prothorax, il est relié par une anastomose *w* au nerf 4 (au sujet duquel il n'y a rien à ajouter) ; en outre, il communique avec le nerf 1 par une branche latérale déjà signalée.

IV

Les nerfs métathoraciques (fig. 56 et 51).

Ce qui précède vaut dans l'ensemble pour les nerfs du métathorax.

Malgré la coalescence à peu près complète des ganglions ptérothoraciques, coalescence qui supprime, en fait, les connectifs, il y a une paire d'intercalaires métathoraciques, naissant immédiatement en arrière des bras furcaux du mésothorax, et dont l'interprétation n'est pas douteuse, car ils se comportent comme les intercalaires précédents. Un peu en arrière, se détachent les nerfs de la paire antérieure, notés 1. De chaque côté, nerf 1 et intercalaire se dirigent obliquement vers l'arrière, le haut et l'extérieur, parallèlement l'un à l'autre.

Le nerf 1 s'applique bientôt sur la face antérieure des muscles K , et envoie des branches motrices aux muscles e , E et e' , et au muscle H ; le tronc commun à ces branches motrices se continue vers l'arrière jusqu'aux muscles épiméraux, et il s'unit au nerf 3 par une anastomose. Le nerf 1 se prolonge d'autre part dorsalement, en suivant toujours du côté externe la face antérieure du muscle K ; arrivé au niveau du stigmate métathoracique, il reçoit l'anastomose de l'intercalaire, et se dirige ensuite vers l'aile; il détache un petit filet moteur pour le muscle épisternal mésophragmatique p , puis se comporte comme le nerf alaire mésothoracique. Ainsi, comme dans le mésothorax, le nerf alaire est constitué par la fusion de deux branches, l'une fournie par le nerf 1, l'autre par l'intercalaire.

Quant à l'intercalaire, il a d'abord desservi les muscles h et U , qui sont intersegmentaires. Puis, il se renfle légèrement en un *nodulus* d'où partent : 1° l'anastomose dirigée dorsalement vers le nerf 1; 2° un petit nerf transverse dirigé vers le plan sagittal et s'unissant au nerf sympathique dorsal; 3° une branche principale qui s'applique sur la face antéro-interne du muscle K , la suit sur une certaine longueur en se rapprochant du métatergum, puis, prenant une direction horizontale, dessert les muscles dorsaux longitudinaux et obliques, après avoir fourni les plaques motrices de K .

En ce qui concerne les nerfs notés 2, 5 et 4, rien à signaler; ils

se comportent exactement comme leurs homologues mésothoraciques.

Quant au nerf 3, après avoir donné sa branche coxale et desservi les muscles *Y* et *J*, il s'élève le long des muscles *C* et *F*, en se rapprochant de l'épimère, et vient s'appliquer contre le muscle *I*, postérieurement. Il contourne ce muscle du côté externe et se divise en deux branches. L'une d'elles continue à suivre *I* extérieurement (entre *I* et *F*) ; elle envoie vers l'avant un filament qui va aux muscles alaires épiméraux *F* et *W*, et s'unit à l'anastomose envoyée par le nerf 1 ; enfin elle se termine par la plaque motrice du muscle *I*. L'autre branche, appliquée d'abord contre la face dorsale de *A*, se rapproche obliquement du muscle *C*, qui est alors interne par rapport à *A*, et innerve ce muscle. Le comportement du nerf 3 mésothoracique est en tous points comparable.

V

Le sympathique thoracique.

On peut distinguer un sympathique dorsal et un sympathique ventral, ce dernier immédiatement en relation avec la chaîne nerveuse, et correspondant probablement au sympathique de LEYDIG.

a) *Sympathique dorsal*. — Il est constitué essentiellement :

1° Par le nerf récurrent, déjà décrit.

2° Par une paire de nerfs longitudinaux, parcourant tout le thorax pour pénétrer ensuite dans l'abdomen. Ils longent les glandes labiales ventrales et desservent, en particulier, le système trachéen. Dans le prothorax, ils s'appliquent contre les glandes dorsales ; leur origine antérieure a été précisée : chez *Stenopsocus*, ils se raccordent à la branche *x* du nerf 1 intercalaire et, par suite, contractent des rapports avec le sympathique labial par le nerf labial noté 4. On a vu que chez *Lænsia variegata* ils prolongent directement ce nerf 4 (*L. variegata* n'a pas de glandes dorsales) ; il paraît en être ainsi chez *Ectopsocus briggsi*. De plus, ces nerfs sympathiques latéraux entrent en relation avec le système nerveux central par des anastomoses transversales qui les relient aux intercalaires ptérothoraciques, et peut-être aussi à l'intercalaire abdominal. Il est possible également qu'ils soient le prolongement des nerfs conti-

nuant vers l'arrière les ganglions angéiens ; on sait que ces nerfs paraissent se terminer aux coudes des canaux des glandes labiales dorsales (voir en particulier fig. 37), mais il se peut qu'ils s'appliquent seulement sur ces canaux et se continuent vers l'arrière ; toutefois, aucune observation n'a confirmé cette hypothèse.

Grâce aux anastomoses unissant les intercalaires aux nerfs sympathiques dorsaux, ceux-ci présentent une sorte de métamérisation thoracique.

Dans l'abdomen, où ils se poursuivent, ils restent appliqués contre les glandes labiales ; je n'ai pu trouver leurs terminaisons.

b) *Sympathique ventral*. — Ce qui correspond au sympathique de LEYDIG est ici excessivement réduit. On a vu déjà que, de l'arrière du ganglion sous-œsophagien, se détache un petit nerf impair qui donne deux branches transversales appliquées sur les muscles coxo-collaires X ; il m'a été impossible de préciser leur destinée.

En arrière du ganglion prothoracique, on n'observe rien de semblable ; il y a cependant quelques filaments ténus qui montent jusqu'à la spina ; s'agit-il de nerfs, ou d'un tractus fibrillaire d'une nature différente ?

Enfin, de la face dorsale des ganglions ptérothoraciques fusionnés, part une paire de nerfs qui naissent au niveau de l'étranglement correspondant aux connectifs ; ces nerfs se dirigent vers la furca mésothoracique, envoient une branche à la lame chitineuse reliant les deux bras furcaux, et une branche aux longitudinaux ventraux intermédiaires (et peut-être aussi aux latéraux) métathoraciques ; ainsi, l'innervation de ces muscles ne se fait pas par l'intercalaire métathoracique comme cela a lieu pour les autres segments ; c'est la seule altération, au point de vue du système nerveux, de la remarquable analogie de structure qui existe entre les trois tagmes thoraciques.

CHAPITRE VII

INTERPRÉTATIONS ET RÉFLEXIONS

Un certain nombre de questions se sont posées au cours de l'analyse anatomique du thorax de *Stenopsocus*. Parmi celles-ci, l'interprétation de la région collaire pose un problème morphologique qui n'est pas encore résolu d'une manière satisfaisante chez la généralité des Insectes ; on ne peut guère contester son intérêt, car de sa solution dépend la justification d'homologies établies entre les différents ordres. Il y faut ajouter la question des muscles chiasmatiques collo-prothoraciques, qui lui est connexe, celle des nerfs intercalaires, et celle enfin de la segmentation du thorax.

1. *La région collaire de Stenopsocus*. — A quel segment rattacher le collum ? Appartient-il au labium, ou au prothorax, ou aux deux segments ? Ou bien représente-t-il un segment autonome, ayant la même valeur que les autres segments thoraciques ?

Voyons où en est actuellement la question, du point de vue général (1). Et d'abord, éliminons la dernière hypothèse, qui, proposée par VERHOEFF (1902, théorie du *mikrothorax*) fut combattue et réfutée par BÖRNER (1903) et SILVESTRI (1902). Le meilleur argument opposé à cette théorie est le suivant : aucun neuromère, correspondant à un métamère compris entre les segments labial et prothoracique, n'a été observé jusqu'ici chez les embryons d'Insectes.

Un certain nombre d'auteurs ont considéré les sclérites collaires comme représentant les pleuræ du segment labial : COMSTOCK et KOCHI (1902) ; MAC GILLIVRAY (1923). En 1904, RIELEY a été conduit à une interprétation analogue en étudiant le développement de la tête de *Blatta*, mais par une autre voie : parce qu'il avait conclu que la crête post-occipitale de cet insecte représente une invagination intersegmentaire maxillo-labiale, il s'est cru obligé de reporter dans le collum le segment labial lui-même. Or, les recherches

(1) On en trouvera un excellent exposé dans le travail de DENIS (1928, p. 194).

embryologiques montrent que le métamère labial tout entier contribue à la formation de la capsule céphalique (cf. CRAMPTON, 1917, 1926). Il y a donc incompatibilité entre les faits embryologiques et l'hypothèse de la nature labiale du collum. CRAMPTON (1917) propose alors une autre solution : la région collaire appartient au prothorax, et, de fait, représente la région intersegmentaire céphalo-prothoracique.

Toutefois, SNODGRASS (1928) n'accepte pas sans réserves cette interprétation ; à plusieurs reprises, il insiste sur l'incertitude qui subsiste (p. 39, 41) et, dans ses conclusions (p. 94), il montre même une préférence pour la théorie de RIELEY. Pour lui, le bourrelet post-occipital représente probablement une chitinisisation intersegmentaire entre les segments maxillaire et labial, parce que les bras tentoriaux postérieurs naissent de ses extrémités ventro-latérales. Et il pense que le collum peut contenir à la fois des éléments labiaux et prothoraciques. Au vrai, l'incertitude serait probablement levée si la plupart des entomologistes ne persistaient à vouloir tirer des conclusions morphologiques de la seule étude des sclérites, rarement complétée par une esquisse de la musculature. Par contre, en utilisant les groupements neuro-musculaires, DENIS a pu démontrer que le collum des Collembolés est exclusivement prothoracique, une partie du prothorax étant même annexée ventralement par la tête.

Quels renseignements apporte *Stenopsocus*? Nous avons vu précédemment que le labium est représenté, en arrière des métatentorinæ, par une gouttière à convexité externe, dans laquelle sont logés des éléments indubitablement labiaux : muscles ou canaux salivaires ; donc il existe une portion du tégument post-occipital qui représente une paroi latérale du segment labial (vraisemblablement la pleura) ; par suite, l'interprétation de la partie la plus ventrale de la crête post-occipitale, comme limite intersegmentaire maxillo-labiale, est également justifiée, ce qui est d'accord avec la thèse de RIELEY et SNODGRASS. Mais est-on en droit d'étendre cette conclusion aux parties dorsale et dorso-latérale de cette crête? Cette dernière reçoit, on le sait, l'insertion des rétracteurs de l'hypopharynx, muscles dont l'extrémité dorsale est certainement labiale, et ceci n'est pas en contradiction avec les vues de RIELEY. Enfin, la région dorsale du bourrelet post-occipital sert pour l'insertion des muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques, et de

muscles obliques qui vont s'attacher d'autre part sur les sclérites collaires ou endopleuraux. L'innervation de ces muscles est, en apparence, exclusivement prothoracique (nerf 1), mais par l'intermédiaire de l'intercalaire et de son anastomose avec le nerf 1, et surtout de la branche 4 du sympathique labial, ils peuvent recevoir des fibres d'origine céphalique : il y a là un élément de doute. Toutefois, le parallélisme entre le comportement des muscles longitudinaux dorsaux prothoraciques (innervation comprise), et celui de leurs homologues ptérothoraciques est suffisamment étroit pour qu'on soit tenté de considérer le sclérite sur lequel ils s'insèrent antérieurement comme ayant la valeur d'une ante-costa prothoracique. Le bourrelet post-occipital correspondrait ainsi à une région excessivement laminée, dont la face postérieure appartiendrait au prothorax, tandis que le corps même du bourrelet représenterait le tergite labial et la sclérification intersegmentaire labio-maxillaire.

Quant aux sclérites latéro-cervicaux, ils paraissent être prothoraciques. Parmi les muscles qui s'attachent sur leur extrémité antérieure, une paire est particulièrement intéressante : ce sont les muscles croisés notés *X*, qui s'insèrent, d'autre part, sur la face interne des coxæ prothoraciques ; ils sont innervés chacun par une branche des nerfs notés 5 (nerfs ganglionnaires) et peut-être aussi par le sympathique de LEYDIG. Leurs homologues méso- et méta-thoraciques, non croisés, s'attachent proximalemt sur la spina du segment précédent, spina qui paraît d'ailleurs n'être qu'un apodème intersegmentaire, puisqu'elle sert d'appui à des muscles de deux segments consécutifs. Il est donc possible que l'extrémité antérieure des sclérites latéro-cervicaux représente l'homologue d'une spina intersegmentaire labio-prothoracique dissociée et non invaginée, mais la difficulté est d'interpréter le croisement des muscles *X*. On a vu qu'il s'agit d'une disposition morphologique qui paraît très répandue chez les Insectes, avec quelques variantes, l'insertion postérieure de chaque muscle n'étant pas, en général, sur la paroi coxale, mais sur une apophyse sternale.

Si ces muscles reçoivent réellement une double innervation, on peut tenir pour probable qu'ils n'ont pas une origine simple, même en admettant que le sympathique de LEYDIG ne leur fournisse pas de fibres céphaliques (ce qui n'est pas prouvé) ; la question restera donc en suspens tant qu'on ne sera pas fixé sur le comportement

de ces muscles et leur innervation dans un grand nombre de cas.

Provisoirement, la région collaire de *Stenopsocus* peut toutefois être comprise de la façon suivante : la partie dorsale par rapport aux sclérites cervicaux, y compris ceux-ci, appartient au prothorax, jusqu'au bourrelet post-occipital, dont la face postérieure est peut-être équivalente à l'ante-costa prothoracique ; latéralement et en avant, le collum finit avec le pli qui limite postérieurement la gouttière pleuro-labiale ; ventralement, la limite est plus vague : on peut admettre qu'elle correspond à l'aire plissée partant des extrémités antérieures des sclérites latéro-cervicaux et formant la charnière autour de laquelle la tête exécute ses mouvements de flexion. Cette interprétation, qui s'accorde avec les faits anatomiques décrits, n'est pas en contradiction avec les données embryologiques, puisqu'elle n'introduit dans le collum aucune formation labiale ; elle se prête toutefois à une critique, déjà formulée par SNODGRASS : l'insertion des muscles longitudinaux ventraux prothoraciques sur le métatentorium oblige à admettre la disparition de la limite intersegmentaire labio-prothoracique ventrale ; on a vu (p. 24) comment les ligaments tentorio-collaires permettent de résoudre cette difficulté.

Si l'on compare maintenant la musculature collaire de *Stenopsocus* à celle de l'Orthoptère *Dissosteira carolina* (cf. SNODGRASS, 1928), on voit que les muscles 50-51 de la Sauterelle (*muscles céphaliques des plaques cervicales*) sont les homologues des muscles dorso-ventraux latéraux du Psoque, notés *DVL*_{1,2} ; de même le muscle 52 *b* correspond au muscle *S* : ce sont des protergaux des plaques cervicales ; enfin le muscle 54 (*muscle prosternal de la 1^{re} plaque cervicale*) correspond au muscle *X* au moins par son insertion proximale, puisque son insertion distale est sur la furca prothoracique, et non sur la hanche. Ce que SNODGRASS nomme 1^{re} plaque cervicale chez *Dissosteira* doit donc correspondre à la partie antérieure de la plaque latéro-cervicale de *Stenopsocus* ; ce dernier sclérite, par conséquent, devrait être considéré comme représentant les 1^{re} et 2^e plaques cervicales de *Dissosteira* fusionnées, c'est-à-dire les plaques précervicale et latéro-cervicale des autres Ptérygotes. Que représente alors la petite bandelette faiblement sclérifiée qui va de l'extrémité antérieure de la plaque latéro-collaire à la crête post-occipitale ? Elle paraît correspondre, par sa position, à l'apophyse de cette crête nommée *odontoïde*, sur

laquelle s'articule la 1^{re} plaque cervicale chez les Ptérygotes à région collaire condensée, et à pleure labiales absentes; quoi qu'il en soit, elle ne semble pas avoir la même valeur que le sclérite latéro-cervical; morphologiquement, elle représente peut-être une sclérification de la limite intersegmentaire latérale labio-prothoracique.

2. *Les nerfs intercalaires.* — L'intérêt des nerfs intercalaires au point de vue morphologique a été signalé par DENIS (1928, pp. 183-186). Leur présence paraît générale chez les Insectes, mais il ne semble pas que les anatomistes leur aient attribué une importance suffisante, encore qu'ils soient connus depuis longtemps. La disposition qui paraît typique est la suivante : des connectifs céphalo-prothoraciques partent deux paires de nerfs : l'une, antérieure, assez près du ganglion sous-œsophagien, l'autre postérieure; une paire seulement naît des connectifs pro-méso et méso-métathoraciques. Chez les Ptérygotes, on ne connaît pas, autant que je sache, d'intercalaires abdominaux, mais ceux-ci ont été décrits chez *Machilis*, où ils possèdent deux racines, l'une antérieure, et l'autre postérieure. Dans le cas des systèmes nerveux condensés, il semblerait qu'ils ne puissent exister; ce n'est pas du tout certain, puisque, chez les Psoques, il y a des intercalaires méso-métathoraciques, encore que les connectifs correspondants soient presque virtuels.

Chez *Stenopsocus* (et les autres Psoques ailés), la paire d'intercalaires antérieurs (post-céphaliques) n'existe pas; par contre, il en existe une entre le thorax et l'abdomen (voir 3^e partie, chap. III). Il y a donc quatre paires d'intercalaires, qui offrent une similitude remarquable dans leur comportement. Rappelons brièvement les faits essentiels établis au sujet des trois paires thoraciques :

1^o Elles desservent directement les muscles longitudinaux ventraux latéraux.

2^o Chaque intercalaire est relié par une anastomose avec le nerf antérieur 1 du ganglion correspondant.

3^o Grâce à cette anastomose, il contribue, dans le ptérothorax, à la formation du nerf alaire avec le nerf ganglionnaire antérieur 1.

4^o Dans le ptérothorax, les intercalaires desservent les dorsaux longitudinaux et obliques, et les dorso-ventraux; on peut par suite admettre qu'ils envoient des fibres aux homologues prothoraciques de ces muscles (qui sont, en apparence, innervés par 1). Autrement

dit, dans les trois segments, toute la musculature somatique paraît sous leur dépendance.

Il s'agit donc, dans les trois cas, de formations indubitablement homologues; or, cette homologie subsiste lorsqu'on compare les intercalaires des Psoques à ceux d'autres Insectes; ceux de *Dytiscus* ⁽¹⁾, par exemple, sur lesquels nous possédons des renseignements assez détaillés (HOLSTE, 1910).

Que représentent ces nerfs? En premier lieu, appartiennent-ils à un seul segment? Jusqu'à présent, on paraît l'avoir admis: certains auteurs les attribuent au ganglion qu'ils suivent; d'autres, et c'est le cas de DENIS, à celui qu'ils précèdent; c'était déjà l'avis de BRANDT (1879 b). Si l'on tient compte du fait qu'ils innervent les principaux muscles somatiques du segment desservi par le ganglion qui les suit, c'est la deuxième opinion qui est la bonne (l'anastomose avec le premier nerf ganglionnaire est un autre argument). Ainsi, on peut considérer les nerfs intercalaires comme appartenant, actuellement, au segment postérieur au connectif duquel ils se détachent.

Mais, chez *Stenopsocus*, l'intercalaire mésothoracique envoie un rameau moteur à des muscles exclusivement prothoraciques (d_1 et d_2); ainsi, nous devons conclure que ce nerf contient des fibres venant du ganglion prothoracique; d'autre part, les différents intercalaires (à part l'antérieur) desservent des muscles intersegmentaires, tels que les muscles notés *U*. On est alors conduit à les concevoir comme des nerfs doubles, c'est-à-dire formés de fibres fournies par les ganglions entre lesquels ils sont placés, mais avec une prédominance de fibres venant du ganglion postérieur. Et l'on s'explique, dans une certaine mesure, les racines doubles des intercalaires abdominaux de *Machilis*. Naturellement, ces réflexions ne sauraient prétendre résoudre la question des intercalaires; les renseignements à leur sujet sont insuffisants, et seule une étude détaillée de leur comportement dans de nombreux cas permettra d'acquérir une certitude.

Il reste à interpréter l'absence de la paire de nerfs antérieurs chez les Psoques; on connaît ces nerfs chez les Collembolés (*Ony-*

(1) Le 2^e intercalaire prothoracique du Collembole *Onychiurus* présente les mêmes homologues essentielles: anastomose avec le nerf prothoracique antérieur, innervation des longitudinaux ventraux (DENIS, 1928).

chiurus : DENIS, 1928), chez les Coléoptères (*Dytiscus* : HOLSTE, 1910), chez la larve de *Corydalis* (HAMMAR, 1908), et DENIS a démontré que, chez *Anurida maritima*, l'unique intercalaire prothoracique correspond aux deux intercalaires d'*Onychiurus*. On peut donc se demander si l'intercalaire prothoracique des Psoques ne représente pas, lui aussi, le résultat de la fusion de deux nerfs. Or, ce qui paraît caractériser le nerf intercalaire antérieur, aussi bien chez *Onychiurus* que chez la larve de *Corydalis*, c'est son anastomose avec le nerf transverse du sympathique de LEYDIG ; comme je n'ai pu trouver cette anastomose entre le nerf mixte prothoracique 1-intercalaire et le petit nerf du sympathique ventral, il m'est impossible de conclure avec certitude, une donnée négative laissant toujours subsister un doute. La question reste donc pendante.

3. *La segmentation du thorax.* — Ce n'est pas ici le lieu de reprendre les théories qui ont été émises, depuis le début du siècle, sur la segmentation thoracique. Un certain nombre d'auteurs ont voulu trouver dans le thorax non pas trois, mais jusqu'à dix segments, le plus souvent par l'adjonction d'intersegments. SNODGRASS (1927 a) et DENIS (1928) ont résumé ces diverses hypothèses et les critiques qui leur ont été opposées.

La première objection est d'ordre embryologique. La notion de segment chez les Insectes résulte, en effet, de l'accord entre les données embryologiques et anatomiques : le segment est défini par un métamère caractérisé, typiquement, par un neuromère de la chaîne nerveuse, une paire d'ébauches d'appendices et une paire de sacs cœlomiques (souvent fugaces). Or, les embryologistes n'ont jamais trouvé plus de trois neuromères, ni plus de trois paires d'appendices au cours du développement du thorax. Toute hypothèse qui néglige ces faits ne peut être qu'une vue de l'esprit.

D'autre part, quelle que soit la complication anatomique présentée par chaque division du thorax de *Stenopsocus*, on a vu que le même plan préside à l'organisation de chacune de ces divisions : les homologies sont évidentes, entre les trois musculatures somatiques, les musculatures appendiculaires et les innervations. Pro-, méso- et métathorax constituent donc de véritables unités anatomiques ; chacun doit être considéré comme un segment unique, et toute autre hypothèse est une complication inutile.

TROISIÈME PARTIE

ANATOMIE DE L'ABDOMEN

CHAPITRE PREMIER

SEGMENTATION DE L'ABDOMEN

Un examen externe de l'abdomen de *Stenopsocus* (♂ ou ♀) permet de reconnaître 9 segments, plus une région périanale ; on peut compter facilement 9 tergites, tandis qu'on trouve seulement 8 sternites bien développés. D'après ENDERLEIN (1903), le 1^{er} sternite serait absent. La chitïnisation de ces différents sclérïtes est peu intense, mise à part celle du 9^e tergite et d'une partie du 8^e, de sorte qu'on n'observe pas de ligne longitudinale dorso-pleurale ; les stigmates, très petits à l'exception du premier, ne peuvent d'autre part être découverts qu'à un assez fort grossissement. Une étude de détail était nécessaire pour fixer les limites de certains segments, ou les rapports de ceux-ci avec les régions voisines. Je commencerai par celle de la musculature abdominale dans les somites non différenciés, parce qu'elle est plus simple et présente une métamérisation remarquable.

I

Musculature des segments II à VII.

Dans chaque segment, on trouve (fig. 61) :

1^o Des *muscles longitudinaux dorsaux* (*ld*) : ce sont des bandelettes aplaties allant d'un pli intersegmentaire à l'autre, et

couvrant, de part et d'autre du plan sagittal, la face dorsale interne de l'abdomen ;

2° Des *muscles longitudinaux latéraux* (*ll*) : ils forment une bande étroite, peu éloignée de la précédente, immédiatement au-dessus des stigmates. Comme les précédents, ce sont des muscles tergaux ;

3° Des *muscles longitudinaux ventraux* (*lv*) : ils correspondent, sur la face ventrale, aux longitudinaux de la face dorsale. Les

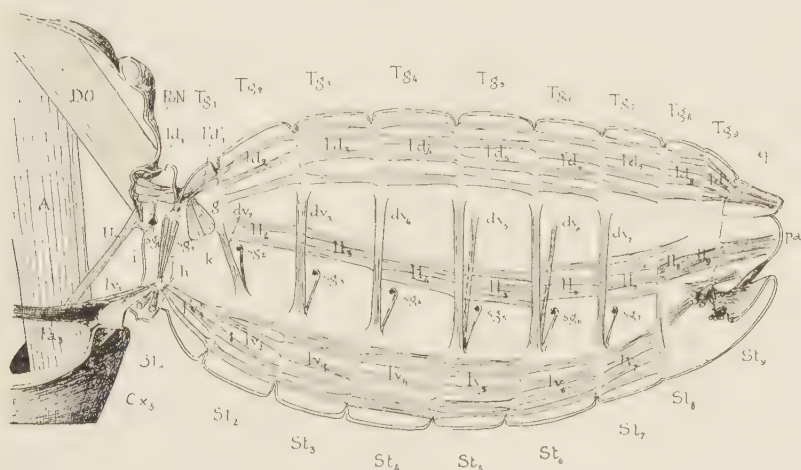


Fig. 61. — Coupe longitudinale de l'abdomen de *Stenopsocus stigmaticus* ♂, montrant la musculature, à l'exception de celle des organes génitaux et du proctoderm. — A : muscle tergo-trochantérien métathoracique ; Cx₃ : coxa postérieure droite ; dv : muscles dorso-ventraux ; DO : dorsaux obliques métathoraciques ; ep : épiprocte ; Fa : furca métathoracique ; h : muscles transversaux ventraux du 1^{er} segment ; i : intercalaire abdominal ; k : tergo-sternaux latéraux du 1^{er} sgt ; ll : longitudinaux latéraux ; ld : longitudinaux dorsaux ; lv : longitudinaux ventraux ; pa : paraprocte ; PoN : post-notum mésothoracique (precosta abdominale) ; St : sternites ; sg : stigmates ; Tg : tergites ; U : muscle dorso-ventral intersegmentaire. Nota : le 1^{er} sternite abdominal a été exagérément étalé vers l'arrière ; *in vivo*, il est étroitement appliqué contre le mésothorax et est moins développé.

deux bandes musculaires qu'ils forment, de chaque côté du plan sagittal, atteignent leur maximum de largeur dans le 4^e segment.

4° Des *muscles dorso-ventraux* (*dv*) : dans chaque segment, une bandelette musculaire part de la ligne la plus ventrale des longitudinaux dorsaux pour atteindre la ligne la plus dorsale des longitudinaux ventraux. Cette bandelette paraît être intersegmentaire ; ses

extrémités chevauchent en effet le pli intersegmentaire ; comme je n'ai pu trouver son innervation, il ne m'est pas possible de fixer sa valeur.

Du pied ventral de chacun de ces muscles part un autre muscle délicat, obliquant vers l'arrière et le haut, qui se rend au stigmate et s'insère sur la trachée aboutissant à ce dernier. Enfin, on trouve parfois un autre muscle qui double postérieurement le dorso-ventral principal, son extrémité dorsale s'attachant un peu plus ventralement sur le tégument.

Cette disposition s'observe dans les segments II à VII inclus ; elle est profondément altérée, sinon impossible à reconnaître, dans les segments I, VIII et IX.

II

Le premier segment abdominal.

Son tergite est compliqué : 1° par la proximité du thorax ; il forme en effet le métaphragma, qui représente sa crête antécostale, et le postnotum métathoracique, qui correspond à sa précosta, suivant les vues de SNODGRASS.

2° par un sillon transversal qui le divise en deux sclérites, et qui correspond à une invagination prolongée latéralement de chaque côté ; il en résulte que la musculature longitudinale dorsale du segment est divisée en deux groupes, l'un antérieur, l'autre postérieur.

Par contre, le sternite est extrêmement réduit, mais pas absent, comme le dit ENDERLEIN ; on trouve en effet, entre le thorax et l'abdomen, un arc chitineux transversal étroit, qui, on le verra, représente le 1^{er} sternite abdominal, au moins en partie.

Musculature dorsale du 1^{er} segment (fig. 61). — *a*) Un premier groupe de muscles longitudinaux dorsaux va du métaphragma à la face antérieure profonde du sillon transversal signalé précédemment. Il y a un faisceau de trois à quatre muscles de chaque côté du plan sagittal (*ld*₁). Chaque faisceau est desservi par le premier nerf qui se détache du ganglion abdominal unique, et l'on verra que ce nerf doit être considéré comme un intercalaire thoraco-abdominal.

b). Un deuxième groupe (*ld'*₁) allant de la face postérieure

profonde du même sillon transversal au pli intersegmentaire séparant les premier et second tergites abdominaux, continue le premier groupe vers l'arrière. L'innervation se fait par une branche dorsale du 2^e nerf abdominal.

c) Enfin, de chaque côté, deux muscles (*g*) courts, mais épais, vont de la face latéro-postérieure du sillon tergal à la paroi du corps ; leur insertion ventrale se fait sur une area assez molle, dont l'aspect plissé indique qu'elle doit se déprimer fortement lors de la contraction des muscles, accentuant ainsi la constriction abdominale antérieure.

Musculature ventrale (fig. 61 et 71). — *a*) Antérieurement, et de chaque côté, trois ou quatre muscles vont (en obliquant vers l'extérieur) de la furca métathoracique au pli marquant ventralement l'articulation entre le thorax et l'abdomen ; ces muscles, notés *lv*₁, sont desservis par le premier nerf abdominal. Ils sont certainement les homologues des longitudinaux ventraux thoraciques ; par suite, leur insertion postérieure marque la crête antécostale du 1^{er} segment abdominal ; de plus, le nerf qui les dessert doit être l'homologue des intercalaires thoraciques. Si cela est exact, ce même nerf doit aussi envoyer un rameau moteur au muscle intersegmentaire dorso-ventral *U* qui va du métaphragma (considéré comme ante-costa abdominale) à la furca métathoracique. C'est ce que l'observation vérifie (*cf. inf.*).

b) Immédiatement dans le prolongement des précédents, on trouve trois ou quatre muscles courts *lv'*₁ qui vont s'attacher sur le pli intersegmentaire des premier et deuxième segments abdominaux ; ils sont innervés par le 2^e nerf abdominal. Chez l'insecte vivant, ou fixé en état de contraction, ils sont presque verticaux, le 2^e sternite étant à peu près appliqué contre les hanches métathoraciques ; c'est ce qui laisse supposer l'absence du 1^{er} sternite. Mais il est évident que la portion du tégument ventral située sous ces muscles ne peut appartenir qu'à ce premier sternite ; et l'arc chitineux transversal signalé précédemment est une zone antérieure, fortement sclérifiée, de celui-ci ; il en représente vraisemblablement l'ante-costa.

Musculature transversale (fig. 61 et 71). — Du point d'insertion commun des deux groupes précédents sur l'ante-costa du premier segment, partent deux autres muscles qui vont s'attacher, dans le plan sagittal, sur une lame de chitine molle reliée par des ligaments

chitineux très délicats aux extrémités postérieures des bras de la furca métathoracique ; cette lame est peut-être l'équivalent d'une spina thoraco-abdominale ? Quoi qu'il en soit, la signification morphologique de ces muscles transverses est peu claire ; ils sont peut-être homologues des muscles transverses mésothoraciques notés *h*, et sont désignés sur les figures par cette même notation.

Musculature dorso-ventrale (fig. 61). — Outre le muscle intersegmentaire *U*, qui appartient par son extrémité dorsale au premier segment abdominal, il faut citer deux (ou trois ?) muscles grêles (*k*) qui, ventralement, partent de la région d'insertion commune aux faisceaux décrits précédemment, et vont s'insérer sur le fond du sillon tergal transverse, du côté externe et postérieur. Ils sont desservis par le 2^e nerf abdominal. Enfin, le muscle dorso-ventral du 2^e segment pénètre franchement, par sa partie dorsale, dans le domaine tergal du premier, comme le montre la figure 61.

Remarques sur l'interprétation du premier segment abdominal.

On objectera que la disposition des sclérites tergaux, de la musculature, de l'innervation, et même des stigmates, pourrait aussi bien s'interpréter en admettant l'existence de deux segments autonomes, puisque les groupes musculaires antérieurs sont desservis par le 1^{er} nerf abdominal, alors que tous les muscles postérieurs sont sous la dépendance du second. Mais on se heurterait alors à une double difficulté. En premier lieu, il n'y aurait plus de limite intersegmentaire ventrale entre le métathorax et le 1^{er} segment abdominal, puisque le pli qui a été considéré comme représentant cette limite (avec l'arc chitineux transverse) deviendrait la limite ventrale des deux segments ainsi créés. D'autre part, si l'on considérait ces deux segments comme représentant respectivement le premier et le deuxième abdominaux, on serait conduit à attribuer les numéros 9 et 10 aux segments portant les gonapophyses chez la femelle, alors que celles-ci, chez tous les autres Insectes, appartiennent aux segments 8 et 9. Cette dernière difficulté pourrait être levée en admettant que le premier des deux segments est un segment intermédiaire, mais on voit immédiatement que ce serait se payer de mots. D'évidence, l'interprétation la plus simple consiste à admettre que la région dorsale du premier segment est dédoublée par division transversale. Le fait n'est d'ailleurs pas spécial aux

Psoques. On le retrouve, plus ou moins accusé, chez beaucoup d'Insectes ; en particulier, chez la Cigale *Magicicada septemdecim*, les altérations présentées par le premier tergite abdominal paraissent bien être du même ordre (SNODGRASS 1933, fig. 30 B).

III

Les derniers segments abdominaux.

La région apicale de l'abdomen est modifiée par la présence des orifices du tube digestif et des organes génitaux ; il y a donc lieu

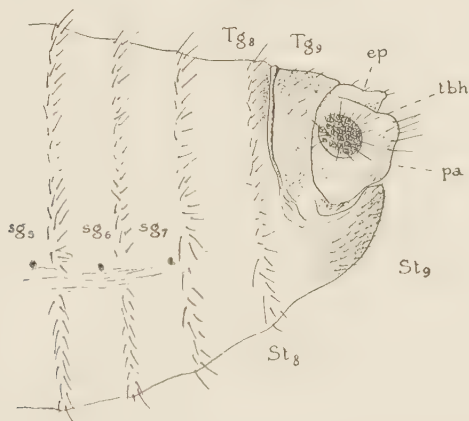


Fig. 62. — Vue latérale de l'apex abdominal de *Stenopsocus stigmaticus* ♂. — *ep* : épiprocte ; *pa* : paraprocte ; *St*₈ : 8^e sternite ; *St*₉ : hypandrium ; *Sg*₅₋₆₋₇ : stigmates des 5^e, 6^e et 7^e segments ; *tbh* : disque à trichobothria ; *Tg*₈₋₉ : 8^e et 9^e tergites.

de l'étudier successivement chez le mâle et la femelle ; cette étude sera faite en même temps que celle des organes reproducteurs.

Toutefois, la région tout à fait terminale, celle qui entoure l'anus, est très semblable dans les deux sexes. Il y a, dorsalement par rapport à l'orifice proctodéal, un lobe médian impair, l'épiprocte *ep* (dorsal Klappen des Telson d'ENDERLEIN, suranal plate de CHAPMAN) ; et, de part et d'autre de cet orifice, deux autres lobes, les paraproctes *pa* (lateral Klappen des Telson d'ENDERLEIN) ; chaque paraprocte porte un disque couvert de soies, les trichobothria (fig. 62).

Dans les deux sexes également, le 8^e segment est réduit; son tergite est une bande étroite, bien sclérifiée, séparée du 9^e tergite par un bourrelet. La musculature dorsale est encore bien développée, mais on ne trouve pas de muscle tergo-sternal entre les 7^e et 8^e segments, pas plus qu'entre les 8^e et 9^e. Quant au 9^e segment, il montre un tergite assez fortement sclérifié, descendant ventralement très bas, comme le 8^e. Sa musculature dorsale s'attache, postérieurement, partie sur le bord antérieur de l'épiprocte, partie sur celui de chaque paraprocte, tout à fait dorsalement. Les muscles longitudinaux, latéraux et ventraux, sont d'observation plus difficile; ils paraissent avoir leur insertion proximale sur le bord postérieur du 8^e segment; ils traverseraient le 9^e sans s'y fixer, pour venir s'attacher, latéralement, ou ventralement, sur les parois des paraproctes.

Il faut enfin signaler que l'épiprocte et les paraproctes sont traversés, dans toute leur longueur, par quelques fibres musculaires partant de leur apex pour s'attacher sur le bord postérieur du 9^e tergite; que, d'autre part, une musculature radiée relie les parois du proctodeum à celles des derniers segments. Je n'y insisterai pas ici.

IV

Les stigmates abdominaux.

Dans son étude de *Trichopsocus*, RIBAGA trouve six paires de stigmates abdominaux, mais comme il attribue au métathorax les stigmates que je considère, avec les auteurs modernes, comme les premiers abdominaux, cela porte leur nombre à sept. D'après le texte de cet auteur, la dernière est celle du 7^e segment, encore que le nombre ne soit pas précisé.

Il y a bien une paire de stigmates sur les anneaux II, III, IV, V, VI et VII (fig. 61). Chaque stigmate se trouve assez près du bord antérieur du segment, un peu en arrière du muscle dorso-ventral; on a vu qu'il possède un muscle spécial.

Quant au premier segment, il porte deux paires de stigmates (fig. 41 et 61). La première, antérieure, est placée immédiatement contre le métaphragma, dans l'aire membraneuse qui suit le métathorax; elle est beaucoup plus développée que les autres, et visible

à un grossissement assez faible. Chaque stigmate est bordé par un bourrelet chitineux ; il possède une musculature qui s'insère directement sur ses bords, et non sur la trachée ; à ce point de vue, il rappelle les stigmates thoraciques. La deuxième paire est constituée par deux ouvertures percées dans le tégument de la face postérieure de la dépression transverse du tergum, tout à fait latéralement ; dans la position normale de l'abdomen, elle est invisible, étant cachée dans la dépression ; on l'aperçoit en étalant le tégument après action de la potasse. J'ai retrouvé cette paire supplémentaire chez les autres espèces étudiées, et sa présence est vraisemblablement constante. RIBAGA ne l'avait pas signalée chez *Trichopsocus*.

On sait qu'il y a typiquement, chez les Ptérygotes, huit paires de stigmates abdominaux, portées respectivement par chacun des huit premiers segments. On en trouve bien ici huit paires, mais, alors que les deux premières appartiennent au premier segment, il n'y en a pas sur le huitième. Ce fait, assez curieux, peut faire supposer qu'une erreur a été commise dans la numération des segments de l'abdomen. Or, il est impossible de se tromper dans la détermination du 8^e anneau de la femelle, puisque c'est lui qui porte la paire de gonaphyses antérieures, lesquelles, chez les Psoques, sont reliées au tergite par un bourrelet fortement sclérifié. Il faut donc admettre que la paire de stigmates du 8^e segment est absente ; on peut d'ailleurs rapprocher cette absence de celle du muscle dorso-ventral qu'on trouve dans les articles précédents ; elle est peut-être en rapport avec l'extension ventrale du 8^e tergite.

CHAPITRE II

LES ORGANES REPRODUCTEURS

I

Organes génitaux du mâle.

A. *Organes internes.*

a) *Testicules et canaux déférents.* — Chez le ♂ de *Stenopsocus stigmaticus*, il y a une paire de testicules trilobés *T* appliqués contre la paroi latérale de l'abdomen, généralement dans les segments III à V. Chaque testicule est continué postérieurement par un canal déférent *cd* qui se dirige vers l'arrière. Arrivé dans le VIII^e segment, ce canal se renfle en une ampoule *amp* (fig. 63) d'un développement variable suivant les individus, puis, se rapprochant du plan sagittal, revient vers l'avant et la face ventrale. Il pénètre alors dans la vésicule séminale, qui présente chez les Psoques une complexité remarquable.

La structure des testicules n'offre aucune particularité. Les cellules formant les parois du canal déférent paraissent posséder une fonction sécrétrice dans la région dilatée; on y trouve en effet des spermatozoïdes plus ou moins enrobés dans un produit qui se coagule sous l'action des fixateurs et se colore en rouge vif par l'érythrosine, comme cela se passe dans la chambre à spermatophore de la vésicule séminale. Ces cellules sont hautes, cylindriques, et leur cytoplasme présente une affinité particulière pour l'hémalum; elles forment à l'intérieur de l'ampoule des replis évoquant les valvules conniventes de l'intestin des Mammifères.

b) *Vésicules séminales.* — Ce sont des organes ovoïdes, appliqués l'un contre l'autre suivant le plan sagittal, et reposant sur la face ventrale de l'abdomen. Leur développement est relativement considérable, puisqu'elles s'avancent antérieurement jusqu'au IV^e segment. Comme l'a déjà indiqué RIBAGA, chacune est divisée

en deux chambres revêtues intérieurement par un épithélium glandulaire formé de hautes cellules cylindriques, se colorant fortement par l'hémalun.

La chambre interne, légèrement antérieure et dorsale, reçoit les spermatozoïdes ; son produit de sécrétion se colore en rose vif par l'érythrosine ; il s'accumule, avec les spermatozoïdes, dans trois

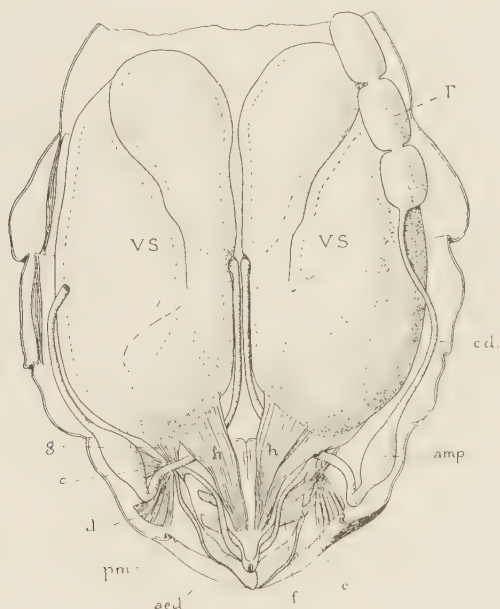


Fig. 63. — Vue dorsale du testicule droit, des vésicules séminales, des canaux déférents et de l'armature génitale de *Stenopsocus stigmaticus* ♂. — aed : aedeagus ; amp : dilatation du canal déférent ; c : muscle rétracteur des paramères ; c. d. : canal déférent ; d : protracteur des paramères ; e, f : rétracteurs sternaux de l'aedeagus ; g : muscles allant de l'extrémité postérieure de la vésicule séminale au paramère ; h : rétracteurs dorsaux du pénis ; pm : paramères ; T : testicule ; V. S. : vésicules séminales.

petites loges sphériques disposées en chapelet dans la région postérieure de la chambre. C'est là que se forme le noyau du spermatophore.

La chambre externe, un peu décalée vers l'arrière, ne communique pas directement avec la précédente ; elle s'ouvre, comme celle-ci, sur le canal éjaculateur unique, dans une sorte de vestibule commun aux quatre chambres. Son produit de sécrétion, qui l'emplit entièrement à maturité sexuelle, se colore par le vert

lumière; sa composition paraît ainsi différente de celle du produit excrété par la chambre interne. Vraisemblablement, il contribue à former la région périphérique du spermatophore.

Les vésicules séminales sont entourées par une tunique musculaire très mince, formée de fibres longitudinales et circulaires, ces dernières étant internes et localisées sur la face dorsale (donc incomplètes).

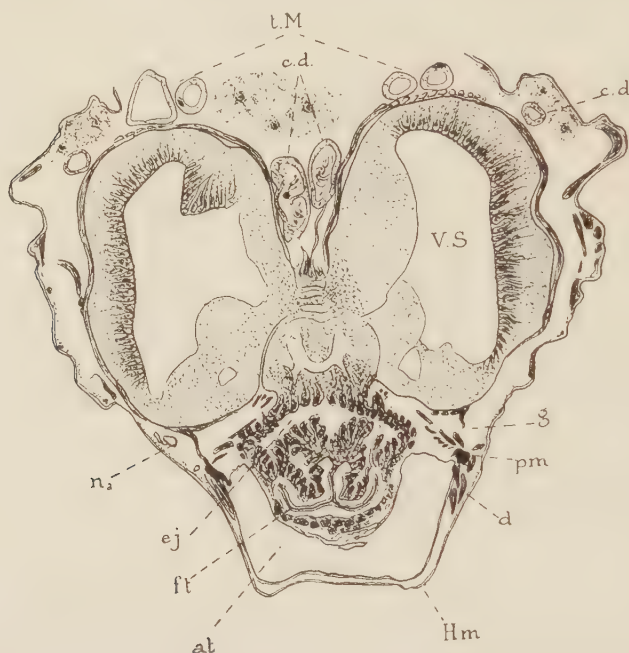


Fig. 64. — Coupe horizontale passant par la région antérieure du pénis de *Stenopocus stigmaticus* ♂ (l'apex abdominal étant fortement redressé, la section du pénis est presque transverse). — *at* : atrium génital; *c. d.* : canal déférent; *ft* : lumière du canal pénial en T renversé; *ej* : canal éjaculateur; *Hm* : hypandrium; *n.* : nerf abdominal; *pm* : paramère; *tM* : tubes de Malpighi; *VS* : vésicule séminale (section oblique). Remarquer les cellules glandulaires qui tapissent le canal éjaculateur à son entrée dans le pénis.

c) *Le canal éjaculateur et le pénis.* — Le canal éjaculateur débute par un vestibule dans lequel s'ouvrent les quatre chambres des vésicules séminales. Vers l'avant, ce vestibule forme un cæcum terminé par deux diverticules très peu marqués (leur profondeur ne dépasse pas 7 μ , car ils ne sont visibles que dans une seule coupe transversale).

Le canal, bordé par un épithélium élevé, fortement plissé, a d'abord une section aplatie transversalement, puis sa lumière prend la forme d'un T renversé; il a alors pénétré dans le bulbe pénial (fig. 64). Ce bulbe, au repos, est formé par deux lobes ventraux charnus, appliqués l'un contre l'autre, et symétriques par rapport au plan sagittal; ils sont donc séparés par une fente verticale; celle-ci se continue dorsalement par une autre fente qui lui est perpendiculaire, de telle sorte qu'en coupe transversale l'ensemble donne l'impression d'un T droit dont les bras auraient leurs extrémités rabattues vers le bas (fig. 65). La fente horizontale correspond à la lumière du canal éjaculateur, la fente verticale constituant l'orifice génital, qui est par conséquent ventral. Les deux fentes ont leurs parois chitinisées, et couvertes de rugosités dues à des épaississements granuleux; il s'agit donc d'invaginations tégumentaires. La structure du bulbe pénial laisse supposer que celui-ci peut se dilater considérablement au moment de l'émission du spermatophore, par l'écartement et le déplissement de ses lobes ventraux.

B. L'armature génitale externe.

L'armature génitale du ♂ de *Stenopsocus stigmaticus* comprend :

1° L'hypandrium.

2° Les paramères et l'ædeagus.

a) *Hypandrium*. — C'est une simple expansion ventrale et postérieure du IX^e sternite, sans autre ornementation qu'une sclérification et une pigmentation brune un peu plus accentuées que celles des sternites antérieurs. Il détermine, entre lui et le pénis, une cavité fermée vers l'avant, l'atrium génital mâle, dans laquelle le pénis est normalement caché. Il s'articule avec le IX^e tergite qui, on l'a vu, descend assez bas latéralement (fig. 62).

b) *Paramères et ædeagus* (fig. 63, 66). — Les paramères (*par*) sont deux lobes symétriques soutenus par deux arcs chitineux formant, du côté externe, un cadre au bulbe pénial. La partie postérieure apicale de ces arcs est creusée en gouttière à concavité interne et recourbée vers le plan sagittal; elle présente des ponctuations translucides, correspondant à des amincissements de la chitine.

Enfin, chaque arc se prolonge antérieurement par une partie effilée qui s'avance jusqu'au fond de l'atrium génital, en se rapprochant de son symétrique, avec lequel il fusionne parfois.

L'ædeagus (*aed*) est constitué par une paire de lobes, internes par rapport aux paramères, formant l'apex du pénis ; chaque lobe contient un style chitineux, se détachant à peu près du milieu du paramère correspondant ; les styles s'incurvent vers le plan sagittal, et leurs apex sont très près l'un de l'autre. Le terme ædeagus,

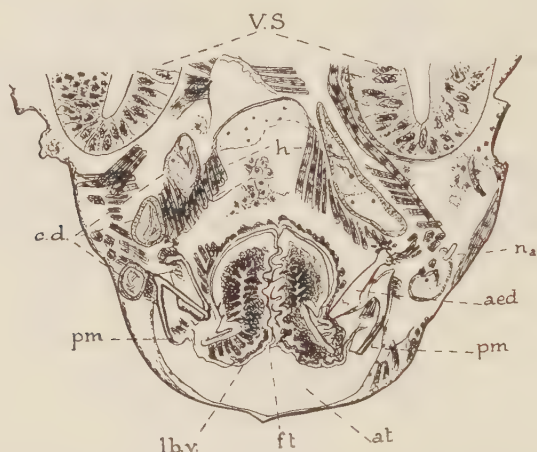


Fig. 65. — Coupe un peu plus dorsale que la précédente, donnant par conséquent une section transverse plus près de l'apex, celui-ci étant relevé, et montrant l'ouverture de la fente péniale *ft* dans l'atrium génital, entre les deux lobes ventraux (*lb. v.*) du pénis. Mêmes notations que pour les fig. 63 et 64.

employé pour désigner ces formations, doit être justifié. On l'utilise en effet souvent pour désigner le pénis lui-même. Mais, dans leurs recherches sur le développement des organes génitaux des Hémiptères, GEORGE (1928) et SINGH PRUTHI ont montré que les lobes pairs internes de l'armature péniale se développent, à partir des mêmes ébauches que les lobes pairs externes formant les paramères, par division longitudinale de ces ébauches ; ces lobes pairs internes sont nommés *ædeagus* par ces auteurs, et leur origine ne permet point de les confondre avec le pénis, qui n'est qu'une différenciation terminale du canal éjaculateur. Encore que je n'aie pas étudié le développement de l'armature péniale des Psoques, l'homo-

logie ressort suffisamment claire de l'examen des sclérites, et, comme on va le voir, de leurs relations musculaires; en particulier, le fait que, de chaque côté, paramères et ædeagus sont deux branches d'un même tronc montre qu'on peut les considérer comme deux lobes ayant une origine commune ⁽¹⁾.

C. *Musculature.*

1° *Musculature de l'hypandrium.* — Il y a de chaque côté un muscle assez fort (*a*), allant du pli intersegmentaire VII-VIII (ou VIII-IX?) au voisinage de l'apex de l'hypandrium (fig. 66); morphologiquement, ces muscles représentent des longitudinaux ventraux du VIII^e segment prolongés dans le IX^e (ou seulement du IX^e). Ils fonctionnent comme fléchisseurs de l'hypandrium, dont ils relèvent l'apex.

2° *Musculature sternale des paramères.* — Ces muscles s'insèrent sur l'hypandrium. Ce sont :

Les *muscles antérieurs ventraux des paramères* (*b*) : insérés sur une faible longueur de chaque apophyse antérieure des paramères, et allant s'attacher sur l'hypandrium en s'épanouissant en éventail (fig. 66).

Les *rétracteurs des paramères* (*c*) : de la bifurcation de chaque paramère à la paroi latérale de l'hypandrium (fig. 63 et 66).

Les *protracteurs des paramères* (*d*) : de la même région que les précédents sur les paramères à la paroi latéro-ventrale de l'hypandrium, cette deuxième insertion étant en arrière de celle des muscles *c* (fig. 63 et 66).

3° *Musculature de l'ædeagus.* — (Mêmes figures).

Rétracteurs sternaux de l'ædeagus (*e*) : forment un faisceau inséré sur la face externe du sclérite, près de son extrémité proximale; ils se joignent ensuite aux rétracteurs des paramères, et s'insèrent comme eux sur l'hypandrium.

Muscles sterno-distaux de l'ædeagus (*f*) : trois à quatre bandelettes allant de la face externe de l'ædeagus à la face profonde de

(1) Dans certains genres, l'ædeagus est seulement articulé avec le paramère correspondant; mais cette articulation n'est pas en désaccord avec l'interprétation proposée; articulation ou soudure sont deux traductions différentes du même rapport anatomique.

l'hypandrium. La contraction de ces muscles doit ouvrir l'arc formé par les deux lobes de l'ædeagus; elle peut ainsi contribuer à l'ouverture de l'orifice pénial (encore que cette ouverture puisse se faire, d'évidence, sous la poussée du spermatophore, sans qu'une telle intervention musculaire soit nécessaire).

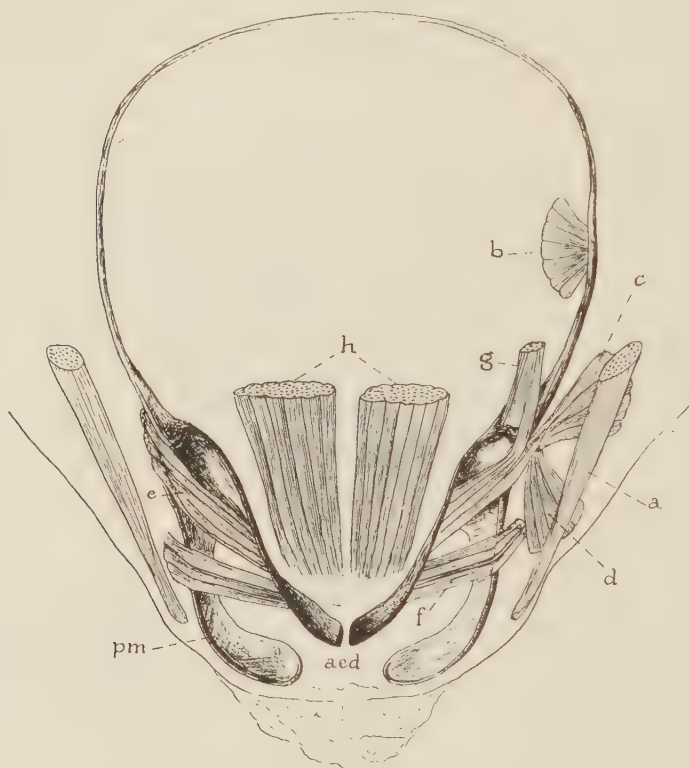


Fig. 66. — Squelette chitineux de l'organe copulateur de *Stenopsocus stigmaticus* ♂, avec sa musculature (reconstitution). — *a* : muscle fléchisseur de l'hypandrium; *aed* : ædeagus; *b* : muscle antérieur ventral du paramère; *c* : rétracteur des paramères; *d* : protracteur des paramères; *e*, *f* : muscles sternaux de l'ædeagus; *g* : muscle allant de la vésicule séminale au paramère; *h* : rétracteur dorsal du pénis; *pm* : paramères.

4° *Musculature en rapport avec les vésicules séminales.* — Outre les deux tuniques longitudinale et circulaire entourant ces vésicules, on trouve :

1° Des fibres reliant leur face ventrale aux bras antérieurs des paramères (non représentées sur la figure d'ensemble).

2° Un muscle allant de la face postérieure de chaque vésicule à la bifurcation paramère-ædeagus correspondante (*g*).

3° Une paire de muscles aplatis occupant la face dorsale du pénis, de l'extrémité postérieure ventrale de chaque vésicule à l'apex de l'organe : ils paraissent être des rétracteurs péniaux (*h*) ; ils sont relativement très développés.

Si l'on analyse les mouvements que peuvent provoquer ces différents muscles, on voit qu'ils se réduisent à deux principaux. La saillie du pénis est produite par les protracteurs *d*, et peut-être aussi par une partie des muscles *b* ; sa rétraction est le résultat de l'action des muscles *c*, *e*, et peut-être aussi *g* (?), pour l'ensemble de l'organe copulateur, et des muscles *h* pour son extrémité apicale.

L'action des fibres musculaires reliant les vésicules séminales aux différentes régions de l'armature chitineuse est d'interprétation beaucoup plus délicate ; il semble que ces fibres jouent plutôt un rôle de ligaments.

D. *Spermatophores et accouplement.*

L'existence des spermatophores chez les Psoques a été soupçonnée en premier lieu par HAGEN (1883, p. 304) ; PEARMAN (1928, p. 263) indique qu'il a obtenu, en tuant des mâles par l'alcool, l'émission de corps ovales étroits, allongés, gélatineux, ayant l'apparence d'un spermatophore. J'ai pu vérifier l'exactitude de cette interprétation. J'ai en effet observé l'introduction du spermatophore lors de l'accouplement de deux individus appartenant à l'espèce *Amphigerontia contaminata* St. ; les insectes ayant été dérangés, la femelle s'enfuit, emportant un spermatophore sortant à moitié de l'atrium génital ; il avait d'ailleurs disparu quelques instants après, absorbé par la spermathèque (y aurait-il ici une intervention active des gonapophyses ?) J'ai capturé, d'autre part, une femelle de *Cæcilius atricornis* Mc. Lachl. avec un spermatophore encore saillant hors de l'atrium génital.

D'après une idée assez répandue, la présence du spermatophore serait liée à l'impossibilité d'un accouplement prolongé. Si cela paraît exact chez certains Orthoptères, tels que le Gryllide *Nemobius*, où l'accouplement dure à peine une seconde (CHOPARD, 1922, p. 310), cela n'est certainement pas général. Chez les Psoques ailés, l'accouplement dure au moins une demi-heure (PEARMAN,

loc. cit., p. 264); il dépasse ce temps chez *Lachesilla pedicularia* ⁽¹⁾. On pourrait aussi penser que le spermatophore permet un accouplement unique de la femelle, en lui fournissant une fois pour toutes les spermatozoïdes utilisés pour les fécondations des pontes ultérieures. Or, j'ai vu une femelle de *Lachesilla pedicularia* L., isolée avec un mâle après un premier coït, s'accoupler 6 jours après; elle avait déjà pondu 26 œufs; elle en déposa encore 58 avant de mourir. A côté de ce fait, on connaît de nombreux insectes où il n'y a pas de spermatophore et pour qui l'accouplement unique est la règle.

Ainsi, dans le cas des Psoques, la signification du spermatophore est inexplicable, si l'on persiste à considérer celui-ci comme répondant à une nécessité physiologique; on est alors conduit à le regarder comme une de ces complications morphologiques dont l'animal s'accommode sans réellement en tirer profit.

II

Organes génitaux de la femelle.

A. Organes internes.

a) *Ovaires et oviductes.* — Comme chez *Trichopsocus*, il y a deux groupes de tubes ovariens symétriques; chaque groupe comprend quatre tubes du type polytrophique; RIBAGA en a donné une description suffisante.

Du point de jonction de ces tubes part, de chaque côté, un *oviducte latéral*, transversal, qui rejoint son symétrique pour former l'*oviducte commun* (*Oc*) médian (fig. 67). Celui-ci se dirige vers l'arrière et vient s'ouvrir entre les VII^e et VIII^e sternites, par le *gonopore* (*gp*). La paroi de l'oviducte est formée par des cellules cylindriques assez hautes, qui paraissent être sécrétrices; leur différenciation permet en tous cas de les distinguer nettement des cellu-

(¹) Chez qui, d'ailleurs, il diffère du processus décrit chez les genres ailés où il a été observé (*Amphigerontia*, *Trichadenotecnum*, *Reuterella*, par PEARMAN); au lieu de se glisser sous la femelle, le ♂ chevauche celle-ci, à laquelle il s'agrippe avec les deux premières paires de pattes, les pattes postérieures posant sur le substratum.

les hypodermiques, aplaties et chitinogènes, et par suite de fixer avec précision la position du gonopore ; celui-ci s'ouvre tout à fait au fond de la chambre ventrale de l'atrium génital.

b) *Spermathèque* (ou réceptacle séminal). Elle est formée par une invagination du tégument du VIII^e sternite, et sa paroi interne est fortement chitinisée ; l'ampoule et le tube qui y conduit sont entourés par un épithélium à très hautes cellules cylindriques pressées les unes contre les autres. Le tube est relativement court, et renflé extérieurement (fig. 67).

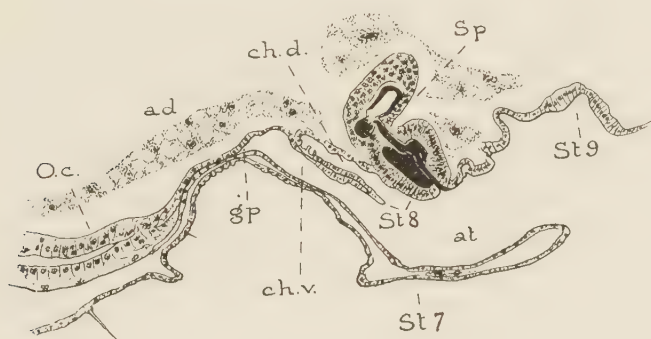


Fig. 67. — Portion de coupe sagittale (un peu oblique) de la région génitale de l'abdomen de *Stenopsocus stigmaticus* ♀ (immature). — *ad* : tissu adipeux ; *at* : atrium génital ; *ch. d.* : sa chambre dorsale ; *ch. v.* : sa chambre ventrale ; *gp* : gonopore ; *Oc.* : oviducte commun ; *Sp* : spermathèque (*part.*) ; *St 7* : plaque subgénitale ; *St 8* : 8^e sternite (chez les ♀ matures, il est plus développé) ; *St 9* : 9^e sternite.

c) Il n'y a pas de glandes accessoires s'ouvrant sur le IX^e sternite, mais l'hypoderme de celui-ci montre pourtant une sorte de différenciation, ses cellules rappelant par leur hauteur celles de la spermathèque.

B. L'armature génitale externe.

a) *Plaque subgénitale et chambre génitale.* — La chambre génitale, dans laquelle s'ouvrent l'oviducte commun et la spermathèque, est limitée ventralement par la *plaque subgénitale*, expansion du septième sternite (*St*₇) ; elle est divisée en deux compartiments (fig. 67 et 68) par un repli du huitième sternite (*St*₈) formant

un plancher parallèle à la plaque subgénitale ; le gonopore s'ouvre tout à fait au fond du compartiment ventral ; le réceptacle séminal débouche dans le compartiment dorsal, qui se prolonge d'ailleurs vers l'avant au delà de l'orifice spermathécral, mais sans atteindre aussi loin que le fond de la poche ventrale ; ce compartiment dorsal peut être considéré comme représentant une poche copulatrice ou vagin rudimentaire.



Fig. 68. — Coupe transversale (un peu oblique) passant par l'orifice *or* de la spermathèque d'une ♀ mature de *Cæcilius flavidus*, montrant les deux chambres dorsale (*ch. d.*) et ventrale (*ch. v.*) séparées par le repli du 8^e sternite *St 8* ; la même disposition s'observe chez *Stenopsocus*. *ad* : tissu adipeux ; *d* : muscle transverse des valves dorsales ; *e* : muscle tergal de la valve dorsale ; *f* : muscle tergal de la 2^e plaque valvifère ; *g*₈ : gonapophyse du 8^e segment (valve ventrale) ; *g*₉ : origine de la gonapophyse du 9^e segment ; *St*₇ : plaque subgénitale.

Les coupes transversales montrent qu'il n'y a pas continuité, du côté externe, entre la plaque subgénitale et la partie du VIII^e sternite adjacente au gonopore et formant le repli interne de la chambre génitale ; le raccord se fait au fond de la chambre ventrale, et, latéralement, au voisinage de l'insertion des gonapophyses antérieures. Comme d'autre part la plaque subgénitale prolonge ventralement le VII^e sternite, sans discontinuité ni sillon transversal

d'aucune sorte, on doit l'attribuer en entier à celui-ci ; ainsi, le huitième sternite ne prend aucune part à sa formation ; le pli inter-segmentaire VII-VIII est le fond de la chambre ventrale.

b) Gonapophyses (fig. 69). — De dimensions très réduites, elles appartiennent à un type très voisin de celui qu'on trouve chez les

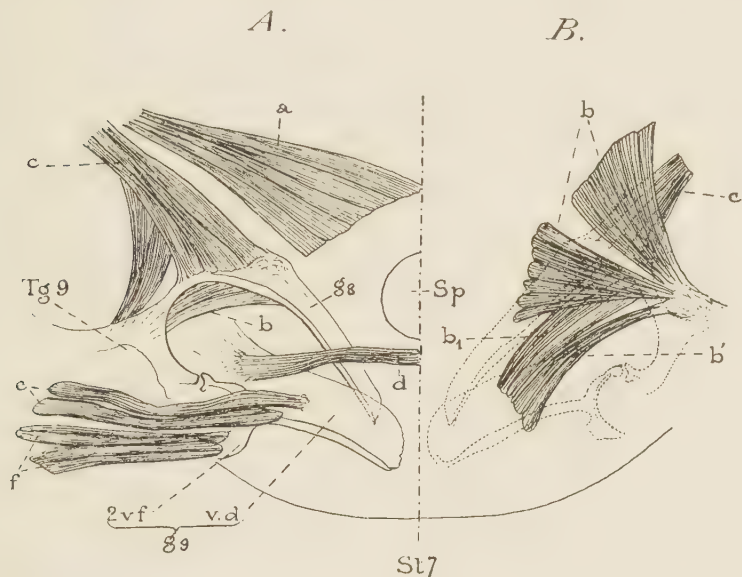


Fig. 69. — Gonapophyses de *Stenopsocus stigmaticus* ♀, et leur musculature. — *A* : vues dorsalement, les 8^e et 9^e sternites supposés transparents ; *B* : vues ventralement, le 7^e sternite supposé transparent. — *a* : protracteur du fond de la chambre dorsale de l'atrium ; *b*, *b'* : muscles dorso-ventraux du 8^e segment ; *b₁* : autre dorso-ventral qui peut être un fléchisseur de *g₈* ; *c* : fléchisseur de la valve ventrale ; *d*, *e*, *f* : voir fig. précédente ; *g₈* : valve ventrale ; *g₉* : gonapophyse du 9^e segment (*v. d.* : valve dorsale ; 2^e *vf* : sclérite basilaire ou 2^e valvifer) ; *Sp* : spermathèque ; *St 7* : plaque subgénitale ; *Tg 9* : 9^e tergite.

genres *Cæcilus* Curt. (*s. str.*) et *Graphopsocus* ; elles sont caractérisées par l'absence des valves externes.

Les gonapophyses du VIII^e segment (*first valvulæ* de SNODGRASS ⁽¹⁾, 1933), sont formées par une paire d'appendices stylifor-

(¹) Dans un récent travail, SNODGRASS utilise la nomenclature suivante : les gonapophyses du VIII^e segment, nommées 1^{re} *valvulæ*, sont portées chacune par un sclérite basilaire, le 1^{er} *valvifer*, considéré comme dérivant du gonopode du VIII^e segment abdominal, homologue du 8^e coxite de *Machilis*. Les

mes, reliés au VIII^e tergite par un arc chitineux perpendiculaire à leur direction : ce sont les valves ventrales de l'ovipositor. Il n'y a pas ici de *valvifer* antérieurs.

Les gonapophyses du IX^e segment comprennent également une paire d'« appendices ». Chacun de ceux-ci présente une région proximale en forme de plaque arquée nettement sclérifiée (*2vf*), articulée avec le bord ventral du IX^e tergite. Cette plaque basale se continue par une apophyse en forme de lame de couteau (*vd*), bordée extérieurement par un bourrelet fortement chitinisé, avec un apex arrondi et finement crénelé. La base membraneuse de l'apophyse se raccorde directement avec le IX^e sternite du côté interne. Les lames distales représentent sans aucun doute les *valves dorsales* d'un ovipositor typique (*2^e valvulæ* de SNODGRASS); quant aux plaques proximales, je les ai considérées, dans une note préliminaire (1932), comme des rudiments des valves externes (que j'ai nommées gonopodes latéraux (1)); peut-être doit-on plutôt les interpréter comme homologues de seconds valvifer rudimentaires, c'est-à-dire des coxites du IX^e segment? L'étude de la musculature et l'articulation avec le prolongement latéro-ventral du IX^e tergite sont d'accord avec cette vue. Les valves externes (*3^e valvulæ* de SNODGRASS) manqueraient ainsi complètement.

c) *Musculature* (fig. 69). — Elle comprend des muscles ventraux modifiés des VII^e et VIII^e segments, et, d'autre part, une musculature propre aux gonapophyses.

1^o Un faisceau de muscles (*a*) attachés sur le bord antérieur externe du VII^e sternite, vont s'insérer en divergeant sur le fond de la chambre dorsale (poche copulatrice) de l'atrium génital. On peut les nommer *protracteurs de la chambre copulatrice*. Ce ne sont que des muscles ventraux longitudinaux.

2^o D'autres faisceaux (*b* et *b'*) formés de fibres étroites associées

gonapophyses du IX^e segment comprennent : 1^o ventralement, les *2^e valvulæ*, apophyses se détachant de la partie proximale de sclérites homologues des *1^{er} valvifer*, et nommés *2^e valvifer* (coxites du IX^e segment); 2^o les *3^e valvulæ*, prolongements distaux des *2^e valvifer*.

1^{re} valvulæ est synonyme de *valves ventrales*, ou *gonapophyses antérieures* des autres auteurs; *2^e valvulæ* de *valves externes*, ou *gonapophyses latérales* et enfin *3^e valvulæ* de *valves dorsales* ou *gonapophyses postérieures*.

(1) Ce terme gonopode est à rejeter, parce qu'il implique l'idée de véritable appendice; or, les homologues des différentes valves, à peu près fixées, ne justifient pas ici l'emploi de ce terme.

en muscles lâches partent des bords antérieurs ventraux du VIII^e tergite, et vont s'insérer sur la plaque subgénitale, les uns vers l'avant, les autres transversalement, d'autres enfin vers l'arrière (c'est-à-dire vers l'apex de la plaque subgénitale) ; ils forment ainsi un éventail largement déployé. Au point de vue morphologique, on peut considérer ces muscles comme des dorso-ventraux intersegmentaires (ou pleuro-ventraux, si, comme c'est probable, les VIII^e et IX^e tergites ont annexé les pleuræ de leurs segments en se développant vers la face ventrale de l'abdomen ; l'articulation du IX^e tergite avec les gonapophyses postérieures suggère au moins cette interprétation). Physiologiquement, ils sont énigmatiques ; ils agissent peut-être indirectement sur les mouvements des valves ventrales de l'ovipositor, mouvements dont l'amplitude doit d'ailleurs être très faible. Les faisceaux antérieurs (*b*) seraient des fléchisseurs en même temps que des protracteurs de l'ovipositor, tandis que les faisceaux postérieurs (*b'*) seraient des fléchisseurs de la plaque sub-génitale elle-même.

3° Sur le bourrelet qui relie chaque valve ventrale au tergite s'attache un muscle assez fort (*c*) qui va s'insérer vers l'avant sur le bord antérieur latéral du VII^e sternite. On peut le considérer comme appartenant lui aussi au groupe des longitudinaux-ventraux VII-VIII. Il paraît être homologue du protracteur de l'ovipositor de *Gryllus assimilis*, qui va du bord antérieur du VII^e sternite au premier valvifer (SNODGRASS, 1933). Si cette comparaison est correcte, le bourrelet intermédiaire entre la gonapophyse antérieure et le VIII^e tergite représenterait peut-être une plaque valvifère modifiée. Quoi qu'il en soit, le muscle en question peut être nommé *fléchisseur de la valve ventrale*.

Un autre faisceau (*b₁*), à peu près parallèle à *b'*, s'attache antérieurement, comme *c*, sur le bourrelet de la valve ventrale, et postérieurement sur la plaque subgénitale. Il est vraisemblablement antagoniste de *c*.

4° Chaque gonapophyse du IX^e segment est actionnée par trois muscles :

Muscle transversal des valves dorsales (*d*) : réunit les bases antérieures de ces gonapophyses ; la figure 69 A montre qu'il fonctionne comme adducteur de celles-ci.

Muscle tergal de la valve dorsale (*e*) : de la face latérale du IX^e tergite à la base du bourrelet limitant chaque valve extérieure-

ment; c'est un antagoniste du précédent, et peut-être aussi du suivant, encore qu'il soit inséré bien près du condyle d'articulation.

Muscle tergal de la 2^e plaque valvifère (f) : parallèle et postérieur au précédent, son insertion ventrale se fait sur l'extrémité distale de la plaque basilaire considérée comme homologue du 2^e valvifer de SNODGRASS. Ce muscle est un *remotor de la valve dorsale*.

Il n'est pas inutile d'attirer l'attention sur la réduction des dimensions des gonapophyses et de leur musculature, réduction telle que la valeur fonctionnelle de l'ovipositor paraît très discutable. Il est d'autre part évident que la musculature des segments génitaux de *Stenopsocus* ne donne pas une idée exacte de la disposition correspondant à un ovipositor normalement développé. L'anatomie comparée, étudiée à l'intérieur de l'ordre, puis étendue aux ordres d'Insectes Orthoptéroïdes voisins peut seule permettre de fixer la valeur des muscles décrits, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. J'ai commencé des recherches dans cette voie, mais les premiers résultats obtenus ont fait prendre à la question une telle extension que j'ai dû renoncer à les développer, sous peine de retarder considérablement la publication de ce travail. Je me propose d'y revenir ultérieurement.

CHAPITRE III

LE SYSTÈME NERVEUX ABDOMINAL

On a déjà vu que les centres nerveux abdominaux, réduits à un ganglion peu volumineux, sont localisés dans le métathorax, entre les bras de la furca de ce segment, immédiatement en arrière du ganglion métathoracique. De ces centres partent trois paires de nerfs (fig. 70).

1° La paire antérieure naît apparemment assez loin en avant, vers le ganglion métathoracique ; dans les coupes horizontales, on peut la voir, comprimée sur une assez grande longueur entre la furca et le ganglion. Chacun de ses nerfs, arrivé à l'extrémité postérieure du bras furcal correspondant, oblique franchement vers l'extérieur en suivant à peu près le nerf métathoracique noté 3 ; il s'élève avec celui-ci, et postérieurement, vers la face dorsale. Il dessert au passage les muscles longitudinaux ventraux notés *lv*, et émet une branche ventrale qui se termine par l'organe chordotonal abdominal antérieur. Sa branche dorsale (la plus importante), innerve les longitudinaux dorsaux antérieurs *ld*₁ du premier segment abdominal ; auparavant, au niveau du tronc trachéen aboutissant au 1^{er} stigmate de l'abdomen, elle a envoyé un très court rameau moteur au muscle dorso-ventral intersegmentaire noté *U* ; ce rameau, appliqué contre la trachée, est le plus souvent difficile à observer (fig. 61). Ainsi, ce nerf a un comportement très semblable à celui des intercalaires thoraciques, et je le considère comme ayant la valeur d'un *intercalaire thoraco-abdominal* (1).

2° La deuxième paire se détache du ganglion abdominal très près de l'extrémité caudale de celui-ci. Chacun de ses nerfs gagne directement, vers l'arrière, la limite intersegmentaire thoraco-abdominale, et dessert les longitudinaux ventraux *lv*₁ ; avant de se prolonger jusqu'à ceux-ci, il a émis une branche transversale externe. Cette

(1) Il devrait innerver les muscles transversaux ventraux *p* ; je n'ai pu le vérifier.

branche donne d'abord une ramification d'où part un organe chordotonal postérieur qui atteint la paroi latéro-dorsale du tergite ; ensuite, elle s'élève le long de la paroi postérieure de la dépression qui divise

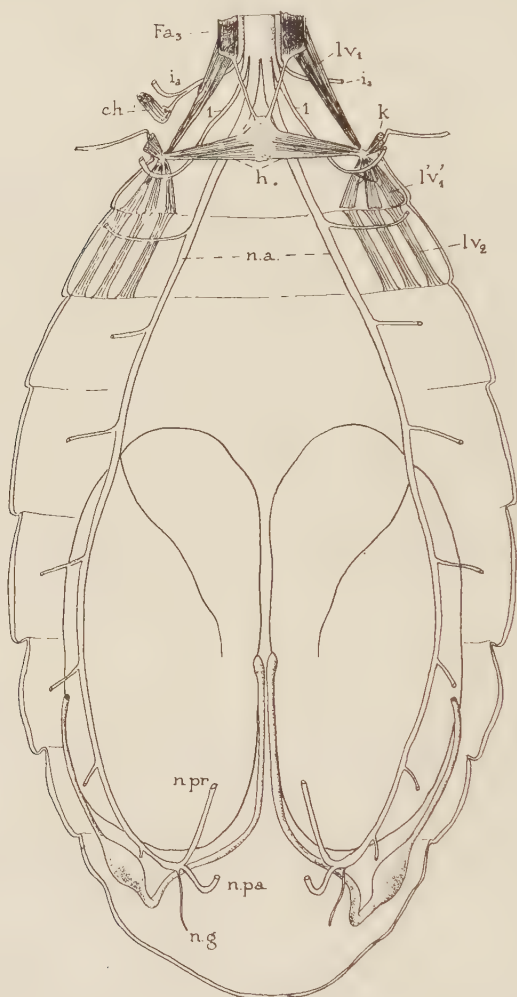


Fig. 70. — Système nerveux abdominal de *Stenopsocus stigmaticus* ♂, avec musculature ventrale du 1^{er} segment. — *ch* : organe chordotonal antérieur du 1^{er} segment ; *Fa₃* : furca métathoracique ; *h* : muscles transverses ; *k* : muscles dorso-ventraux du 1^{er} segment ; *lv*, *lv'*, *lv₂* : longitudinaux ventraux ; *i_a* : nerf intercalaire abdominal ; *l* : nerf du 1^{er} segment ; *n. a.* : nerf abdominal principal ; *n_{pa}* : nerf du paraprocte ; *n_{pr}* : branche récurrente du proctodeum ; *n. g.* : branche génitale.

le premier tergite en deux régions, et elle innerve les muscles dorso-ventraux *q*, les muscles dorsaux obliques transverses *r*, et enfin les longitudinaux dorsaux postérieurs *ldp*. Il s'agit donc de la 1^{re} paire de nerfs segmentaires abdominaux, la seule qui ait une origine autonome sur le ganglion, car toutes les autres se détachent de la paire suivante.

3^o La troisième paire est de beaucoup la plus développée ; RIBAGA l'a déjà signalée chez *Trichopsocus*, mais ne l'a pas suivie sur toute sa longueur. Elle est constituée par deux larges bandes de fibres qui partent de l'extrémité distale du ganglion abdominal, entre les deux nerfs du 1^{er} segment. Chacune longe la face ventrale de l'abdomen, et détache vers l'extérieur les nerfs des différents segments. Autant que j'ai pu voir, il paraît y avoir une paire de nerfs latéraux par somite, au moins jusqu'au septième. Ensuite, les faits se compliquent, à cause des organes génitaux ; je n'ai pas poussé leur analyse dans le détail, parce que l'absence d'une métamérisation nette rendait illusoires, au premier examen, les bénéfices qu'on pouvait espérer tirer de cette étude pour l'interprétation des segments génitaux et des genitalia. Peut-être d'autres formes donneront-elles de meilleurs résultats ?

Quoi qu'il en soit, si l'on suit les deux nerfs abdominaux chez le mâle (1), on les voit longer les vésicules séminales du côté externe et dorsal, pour atteindre postérieurement le coude des canaux déférents. Chaque nerf remonte alors vers la face dorsale en revenant vers le plan sagittal et se divise en deux branches. L'une pénètre dans le paraprocte correspondant, dont elle dessert la musculature et le tégument ; elle va finalement s'épanouir dans le disque à *trichobothria*, un petit rameau postérieur poursuivant jusqu'aux grandes soies distales des paraproctes. L'autre branche, récurrente, suit la face ventrale du proctodeum jusqu'à la jonction de celui-ci avec l'intestin moyen, envoyant des filets moteurs à la musculature complexe de cette partie du tube digestif.

Il n'y a pas de commissures transversales entre les deux gros nerfs abdominaux.

(1) Les faits sont très semblables chez la ♀, les rapports avec les organes génitaux mis à part, bien entendu.

QUATRIÈME PARTIE

L'APPAREIL CIRCULATOIRE

L'organisation générale de l'appareil circulatoire de *Stenopsocus stigmaticus* ne diffère pas sensiblement de celle qu'on retrouve chez la plupart des Insectes ; à plusieurs points de vue toutefois l'appareil paraît mal différencié.

I

Le vaisseau dorsal (fig. 71).

Le *vaisseau dorsal* (*v. d.*) atteint à peu près, postérieurement, le bord antérieur du quatrième tergite. La technique employée n'a pas permis de mettre les ostioles en évidence. Il n'y a ni diaphragme dorsal, ni sinus péricardique, ni muscles aliformes. Je n'ai pas vu non plus de loges individualisées.

II

Aorte et « organes pulsatiles » tergaux.

L'aorte (*ao*) est un vaisseau à parois très minces ; son diamètre est relativement étroit ; elle prolonge vers l'avant le vaisseau dorsal, traverse le thorax dans toute sa longueur et pénètre dans la tête ; elle est dorsale par rapport au tube digestif. Dans les méta- et mésothorax, elle détache deux vaisseaux *v* (un pour chaque segment), qui se dirigent vers les tergites en obliquant légèrement vers l'arrière. Chacun se termine dans une petite ampoule logée

dans le scutellum correspondant (fig. 72). Les parois de cette ampoule sont de même nature que celles des vaisseaux et de l'aorte; très minces, on y trouve, de loin en loin, un noyau aplati. Le plancher de la chambre scutellaire, sur lequel repose l'organe en question, est un peu plus épais; il paraît dériver de l'hypoderme tergal; il m'a été impossible d'y déceler la présence de fibres musculaires (fig. 72). Enfin, l'organe s'ouvre latéralement par une paire d'ostioles.

Il n'est pas douteux que les ampoules soient homologues des vésicules pulsatiles tergaux qui ont été étudiées par Frank BROCHER

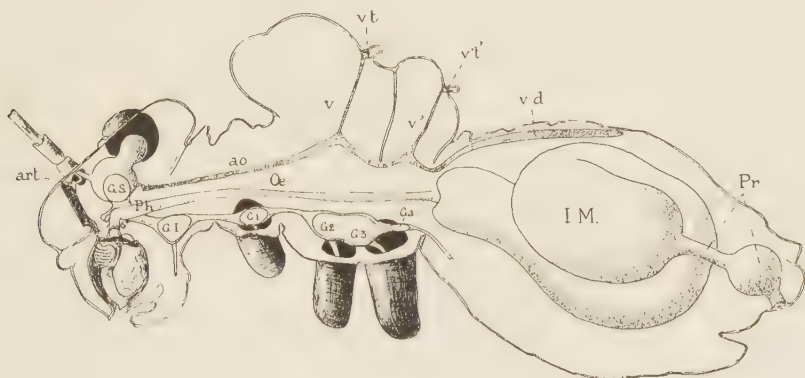


Fig. 71. — Section longitudinale du corps de *Stenopsocus stigmaticus* ♀, montrant l'appareil circulatoire, le tube digestif et les centres nerveux. — *ao* : aorte; *art* : artère antenne; *G. S.* *G1*, *G2*, *3*, *a* : ganglions nerveux; *I. M.* : intestin moyen; *E* : œsophage; *Ph* : pharynx; *Pr* : proctodeum (sans sa musculature); *v*, *v'* : vaisseaux reliant les vésicules tergaux à l'aorte; *v. d.* : vaisseau dorsal; *v. t.* : vésicules tergaux.

(1916, 1919) chez *Dytiscus* d'abord, puis chez les Lépidoptères, et que cet auteur a retrouvées chez *Gryllus* (= *Acheta*), *Decticus* (= *Tettigonia*), *Locusta* (= *Phasgonura*), *Tabanus*, *Panorpa*, divers Tipulidæ et Epheméridæ. JANET (1906) les avait déjà signalées, chez les Fourmis ailées, sans d'ailleurs soupçonner leur rôle physiologique. Mais si JANET figure bien le septum qui sépare les chambres scutellaires de la cavité thoracique, il ne représente pas les vaisseaux qui en partent, ni, *explicitement*, les vésicules terminales.

On sait, par les remarquables expériences de BROCHER, que ces vésicules créent par leurs pulsations une dépression qui aspire le

sang ayant circulé dans les ailes et dans la région antérieure du corps. Les organes tergaux des Psoques ont-ils la même fonction ? C'est possible, encore que l'anatomie ne permette pas d'affirmer qu'ils soient pulsatiles. Les coupes les montrent souvent pleins de globules sanguins ; d'autre part, la chambre scutellaire se continue de chaque côté par un canal logé dans le bourrelet post-scutellaire (*Ax. C.*, fig. 53) et se prolongeant dans le bord postérieur de l'aile. Il n'est donc pas absurde de supposer que la physiologie de cette région de l'appareil circulatoire est la même que chez les Insectes cités précédemment ; toutefois, cela n'est pas évident, et une étude

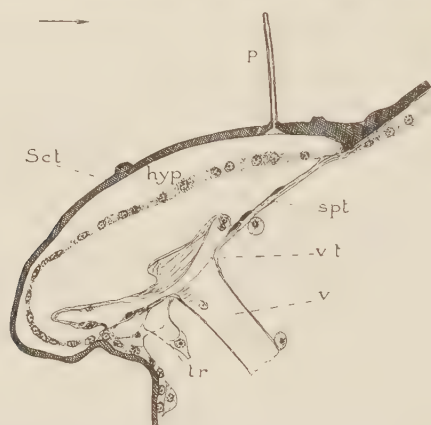


Fig. 72 — Coupe sagittale de la vésicule tergale métathoracique de *Stenopso-cus stigmaticus* (la flèche indique la direction de la tête). — *hyp* : hypoderme, partiellement décollé ; *p* : poil ; *spt* : septum formant le plancher de la chambre scutellaire ; *Sct* : scutellum ; *tr* : trachée ; *v* : vaisseau reliant la vésicule à l'aorte ; *v. t.* : vésicule tergale.

expérimentale devra être faite pour apporter une certitude : la morphologie peut suggérer des hypothèses ; elle est impuissante à les démontrer, dès qu'il s'agit de physiologie.

III

Aorte céphalique (fig. 22).

Quand elle a pénétré dans la tête, l'aorte prend le nom d'aorte céphalique. D'abord assez éloignée de la face dorsale du tube digestif, elle s'en rapproche progressivement, s'applique sur le

corpus allatum, puis sur la lame fibreuse reliant les ganglions angéiens; elle se termine alors par une ouverture béante, en arrière du ganglion cérébroïde.

IV

Les artères antennaires (fig. 73).

A partir de cette extrémité de l'aorte céphalique, il y a interruption totale du canal sanguin. Mais on retrouve, dans chaque antenne, un vaisseau parfaitement délimité : c'est l'*artère antennaire*. Ses parois sont relativement épaisses si on les compare à celles de l'aorte et de ses dépendances; de place en place, on y voit des régions plus claires qui peuvent correspondre à des ouvertures, analogues à celles qu'on connaît chez d'autres Insectes (BROCHER, 1917). Dès le 3^e article de l'antenne, les parois redeviennent très minces; ensuite il est impossible de les reconnaître avec certitude.

Chaque artère a une origine tout à fait particulière. Elle débute en effet par une vésicule à parois très minces, s'ouvrant directement dans la cavité céphalique, et située dans l'angle formé par la paroi frontale et l'endophragme épistomal. Le muscle stomodéal E_2 s'insère à proximité de sa base ventrale. Les bords latéro-dorsaux de l'orifice de cette ampoule sont reliés au tégument céphalique par un muscle mal différencié, sans striation transversale, et à striation longitudinale douteuse; ce muscle (m_1), va s'insérer sur le front, un peu en dehors et en avant des muscles labiaux b .

Une autre branche (m_2) partant du même point sur la vésicule, se dirige vers le pharynx en se rapprochant du muscle E_2 auquel elle s'accôle bientôt, pour suivre exactement la même destinée; elle reçoit en particulier la même innervation, par la branche ϵ du nerf frontal (fig. 17 et 25 b). Comme je n'ai pas trouvé de nerf desservant le faisceau m_1 , il est vraisemblable que m_1 et m_2 constituent un muscle unique — comparable à un digastrique — appartenant au groupe des fronto-pharyngiens, mais contractant une liaison avec la vésicule artérielle. Cette curieuse disposition anatomique pose un problème physiologique qui sera discuté plus loin.

Postérieurement, l'ampoule se continue par un canal cylindrique,

accolé à la paroi frontale, venant s'appliquer ensuite contre le gros tronc du nerf deuto-cérébral (fig. 28), avec lequel il pénètre dans l'antenne. C'est alors que la paroi de l'artère se différencie. Elle est constituée par des cellules qui paraissent enroulées sur elles-mêmes de manière à former un tube, en gardant une épaisseur suffisante pour que le noyau ne fasse pas saillie extérieurement ; il n'est d'ailleurs pas possible de vérifier, avec la technique employée, s'il s'agit de cellules distinctes ou d'un syncytium ; par contre, on remarque nettement une limitante interne et une limitante externe anhistes, excessivement minces.

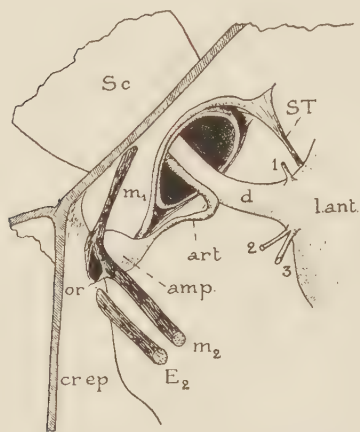


Fig. 73. — Reconstitution de l'origine de l'artère antennaire droite de *Stenopsocus stigmaticus*. — amp : dilatation ampullaire ; art : artère antennaire ; cr. ep. : crête épistomale ; d : nerf deuto-cérébral ; 1, 2, 3 : nerfs moteurs du scape ; l. ant. : lobe antennaire du ganglion cérébroïde ; m₁ : muscle frontal de l'ampoule (?) ; m₂ : muscle pharyngien, qui rejoint bientôt le muscle E₂ auquel il s'accôle ; or : orifice de l'ampoule ; ST : supra-tentorium.

On ne peut manquer de rapprocher les vésicules préartérielles de celles qu'a signalées PAWLOWA (1895 a) chez de nombreux Orthoptères ⁽¹⁾, et que cet auteur a décrites en particulier chez *Periplaneta* (= *Blatta*) *orientalis*. L'homologie est certaine. Toutefois, la musculature est mieux développée (et différente) chez *Blatta* ; les deux ampoules sont reliées par une bande musculaire transverse, de laquelle se détache une bande médiane attachée sur la face dorsale de la capsule céphalique ; en outre, les parois des ampoules sont, d'après l'auteur, constituées par trois assises : une externe et une interne anhistes, et une moyenne, assez épaisse et musculaire ; or, il n'y a pas trace de

fibres musculaires dans les vésicules de *Stenopsocus*. D'après PAWLOWA, les ampoules des Orthoptères sont fonctionnelles ; leurs pulsations assureraient la circulation du sang dans l'antenne, en

⁽¹⁾ JANET (1911) signale une vésicule pulsatile antennaire chez l'Abeille, et VAYSSIÈRES A. (1882) suppose son existence chez les Ephémères.

aspirant le liquide de la cavité céphalique, et en le refoulant ensuite dans l'artère. BROCHER n'accepte pas cette conclusion ; mais il faut remarquer que les Insectes sur lesquels cet auteur a expérimenté (*Dytiscus*, Lépidoptères, larves d'Odonates) ne présentent pas la même disposition anatomique que les Orthoptères ; chez les Lépidoptères, par exemple, l'aorte est continuée directement par l'artère antennaire ; chez les Odonates, elle se termine ventralement et en avant du ganglion cérébroïde, et il n'y a pas d'artère antennaire, l'antenne étant divisée longitudinalement par un septum. Rien ne permet donc de nier l'exactitude des déclarations de PAWLOWA, *a priori*. Cela ne prouve pas, d'ailleurs, que les ampoules, même fonctionnelles, aient une importance capitale ; chacun sait, et BROCHER l'a bien mis en relief, que la circulation est peu active dans l'antenne ; en particulier, la section de l'appendice ne provoque généralement pas d'hémorragie ; ou bien, si celle-ci se produit, le sang ne s'écoule que très lentement ; parfois même, il y a aspiration par la blessure (BROCHER). Ce dernier fait indique qu'on ne peut guère considérer comme des valvules les dispositifs variés qu'on trouve à la base des antennes ; ou alors il s'agirait de valvules bien imparfaites.

Quoi qu'il en soit, la question qui se pose pour les Psoques est la suivante : les ampoules préartérielles sont-elles pulsatiles, au même titre que celles des Orthoptères ?

En premier lieu, comment expliquer le rôle du, ou des muscles qui s'insèrent à proximité de son orifice ? Si l'on considère m_1 , en admettant qu'il fût autonome, on pourrait le regarder comme un dilatateur de l'orifice ampullaire, son point fixe étant le frons. Mais que dire du muscle m_2 ? Son point d'appui serait la paroi stomodéale, qui est mobile, et soumise précisément, au point d'attache de m_2 , aux tractions qu'exerce sur elle le muscle E_2 ; c'est pour le moins étonnant ! D'ailleurs, m_2 fonctionnerait, dans cette hypothèse, comme dilatateur de l'orifice ampullaire, au même titre que m_1 . Il faudrait alors supposer que cet orifice se referme par son élasticité propre ; c'est possible, encore que l'analyse histologique ne fournisse là-dessus aucune donnée positive. On peut aussi penser que $m_1 + m_2$ forment un muscle stomodéal unique, dont les contractions seraient évidemment synchrones de celles des autres muscles, de E_2 en particulier ; à chaque contraction correspondrait alors une dilatation de l'ampoule, dont la paroi libre serait sollicitée vers

l'intérieur de la tête; ce rythme de pulsations de l'ampoule, synchrone de celui des dilatations du pharynx, serait curieux; et il faudrait encore admettre que les parois de la vésicule reprennent leur position par élasticité. Il reste une dernière hypothèse: il ne faut peut-être pas chercher à démontrer que m_1 et m_2 doivent servir à dilater la vésicule préartérielle, pour la seule raison qu'ils s'attachent sur elle; un rapport anatomique n'entraîne pas nécessairement le fonctionnement physiologique qu'il laisse supposer, et il est tout à fait possible que la vésicule ne soit pas pulsatile.

L'anatomie comparée est d'ailleurs plus intéressante, du point de vue considéré ici. Elle montre en effet que la disposition trouvée chez les Psoques est, fondamentalement, identique à celle qu'on rencontre chez les Orthoptères. C'est un trait commun de plus entre les deux groupes; ajouté à tous ceux qui ont été signalés précédemment, il contribue à former un faisceau de faits dont il faut tenir compte.

V

Les septa des pattes thoraciques.

Pour terminer, il reste à signaler que les fémurs et les tibias des trois paires de pattes sont divisés longitudinalement en deux loges par de très minces cloisons, presque anhistes, qui paraissent dériver elles aussi de l'hypoderme. Il est très possible, ainsi que l'a décrit BROCHER chez les larves d'*Æschna*, que le sang circule dans une des loges en direction centrifuge, et dans l'autre en direction centripète. Ici encore, le cloisonnement rappelle celui qu'on connaît chez de nombreux Orthoptères ⁽¹⁾.

(1) On trouve également, dans la partie proximale de la nervure radiale, un septum longitudinal qui paraît avoir la même signification.

CINQUIÈME PARTIE

LES TERMINAISONS NERVEUSES PÉRIPHÉRIQUES

Il n'est pas question ici de faire une étude détaillée des structures de ce qu'on nomme couramment les organes des sens. Aussi bien, les faits décrits n'apporteraient qu'une très faible contribution au point de vue morphologique. D'un autre côté, je n'ai pu entreprendre jusqu'ici une étude physiologique méthodique ; je me garderai donc de préjuger les fonctions des terminaisons signalées ; cependant, je rapporterai à l'occasion les observations biologiques que j'ai pu faire. Dans ce qui suit, il s'agit par conséquent d'une énumération d'organes dont j'ai cherché à préciser le mieux possible les emplacements, de manière à faciliter les recherches ultérieures ⁽¹⁾.

I

Terminaisons nerveuses aboutissant à des soies.

1° Sans parler des poils tactiles qui existent certainement sur tout le corps (l'insecte réagit à des contacts variés), et que la technique utilisée n'a pas permis d'étudier systématiquement, on trouve des soies certainement sensorielles sur les articles des antennes ; on peut y voir pénétrer des fibres nerveuses très fines, issues de cellules situées à la base des poils, contre les cellules hypodermiques initiales, suivant le schéma classique. Un certain nombre de ces soies sont, d'évidence, tactiles, car l'antenne est très sensible au toucher. Pratiquement, lorsqu'une cage d'élevage renferme plusieurs

(1) Il ne sera pas question des terminaisons dites visuelles.

Psoques, et que les évolutions capricieuses de deux insectes les amènent en présence, c'est le contact des antennes seul qui leur indique cette proximité ; chaque insecte réagit alors violemment par un réflexe de fuite. Ce fait permet en outre de conclure que la vision des formes et des mouvements n'existe pas chez les Psoques.

2° De très riches arborisations des nerfs maxillaire et labial aboutissent aux soies couvrant le dernier article du palpe maxillaire, ainsi qu'à celles de l'extrémité distale du labium et de ses palpes.

3° Les fortes soies de la face antérieure du bord du labre reçoivent également chacune une fibre nerveuse fournie par une cellule dépendant du nerf du labre.

4° Le dernier article du tarse montre, lui aussi, un bouquet de ramifications de l'extrémité du nerf de l'appendice. Chacun des filets aboutit à une cellule d'où part une fibre qui pénètre dans une soie très fine. Le tégument tout entier est couvert de ces soies qu'il ne faut pas confondre avec les poils plus grossiers auxquels elles sont mêlées.

Au sujet des pattes, il faut enfin signaler que les *ctenidiobothria*, ou soies à base pectinée des tibias et des premiers articles des tarses, paraissent recevoir une fibre nerveuse, à moins qu'il s'agisse simplement d'un prolongement cytoplasmique des cellules hypodermiques matricielles. La valeur sensorielle de ces formations reste donc douteuse.

5° On peut encore observer des cellules nerveuses périphériques, avec fibres pénétrant à l'intérieur des soies, à l'extrémité postérieure des paraproctes.

6° Une place à part doit être réservée aux *trichobothria*. Il s'agit de soies relativement fines, isodiamétriques, localisées sur les disques des faces externes des paraproctes. Chaque soie est insérée au fond d'une petite dépression demi-sphérique, divisée en loges par des cloisons disposées en rosace. Dans chacune pénètre une fibre nerveuse venant d'une cellule appartenant à un petit ganglion ; celui-ci se compose de trois ou quatre éléments, reliés par un faisceau dense de fibrilles à l'extrémité du nerf abdominal qui s'applique contre la paroi du disque (fig. 74). Ces *trichobothria* sont connus depuis longtemps chez les Psoques, où leur présence n'est d'ailleurs pas constante. RIBAGA les a figurés, en coupe, dans sa diagnose d'*Anisopsocus* (1920), sans décrire leur innervation.

LUNDBLAD (1925), dans un travail d'ensemble, les signale chez des Névroptères, et en outre chez deux genres de Psoques où ils étaient connus bien antérieurement. D'autre part, des *trichobothria*, ou, tout au moins, des soies ayant la même structure, ont été décrits en premier lieu chez les Arachnides et les Myriapodes (DAHL, 1883), puis chez les Insectes : Thysanoures par SILVESTRI (1905), Orthoptères (*Mantis*, *Decticus*, *Gryllus* et *Gryllotalpa*) par BERLESE (1909); en 1918, TULLGREN les retrouve chez les Hémiptères; leur présence chez les Arthropodes (à l'exception des Crustacés) paraît donc assez fréquente.

Chez les Araignées, ces formations sont considérées par DAHL comme des poils auditifs, mais WAGNER (1888) s'élève contre cette conclusion. Si HANSEN (1917) partage l'opinion de DAHL relativement à leur fonction chez les Arachnides, il ne croit pas qu'on puisse l'étendre au cas des Insectes, parce que, dit-il, il y a des Insectes qui entendent et n'ont pas de trichobothria. En fait, toutes ces conclusions sont le résultat de spéculations ne s'appuyant sur aucune expérience. Pour PEARMAN, les trichobothria permettent peut-être aux Psoques de trouver la position d'accouplement (1928, p. 264), ou encore ils seraient utilisés par la femelle pour le choix de l'emplacement de ponte (p. 215). Etant donné la position tout à fait latérale des disques, et l'orientation des soies dans toutes les directions, cette dernière hypothèse paraît peu plausible; j'ai observé fréquemment des femelles de différentes espèces pendant l'acte de ponte, et je n'ai jamais vu les paraproctes au contact du substratum.

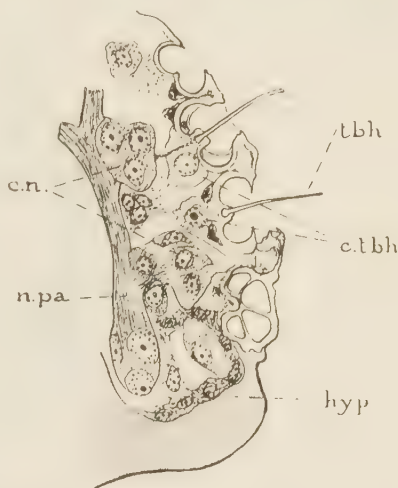


Fig. 74. — Coupe sagittale du disque à trichobothria de *Stenopso-cus stigmaticus*. — *cn.* : groupe de cellules nerveuses desservant les trichobothria; *c. tbh* : cellules matricielles des soies; *hyp* : hypoderme; *n. pa.* : nerf du paraprocte; *tbh* : deux soies coupées en long (Obj. imm. Zeiss 90; oc. comp. $\times$ 15).

II

Organes épipharyngiens.

La face interne du labre, constituant l'épipharynx, montre des différenciations tégumentaires qui ont été décrites par RIBAGA ; ce sont des expansions chitineuses papilliformes, filiformes ou en cônes aigus, tapissant principalement les régions médiane et api-

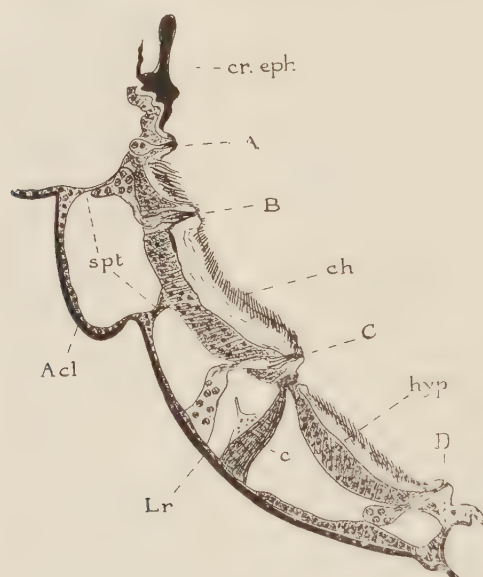


Fig. 75. — Section sagittale du labre de *Stenopsocus stigmaticus* montrant la répartition des organes épipharyngiens A, B, C, D. — Acl : ante-clypeus ; c : muscle labro-épipharyngien ; ch : expansions chitineuses de la cuticule épipharyngienne ; cr. eph. : crête épipharyngienne médiane ; Eph : épipharynx ; hyp : hypoderme ; Lr : labre ; spt : septa médians limitant dorsalement et ventralement une cavité antéclypéale.

cale. L'hypoderme matriciel de ces excroissances est formé de cellules très serrées, plus hautes que celles des régions marginales, mais ne différant pas autrement de celles-ci ; en particulier, elles ne reçoivent pas d'innervation spéciale. Il ne s'agit certainement pas de formations sensorielles, et RIBAGA, en les interprétant comme

organes gustatifs (1901, p. 133), a déduit de leur position et de leur apparence des conclusions non justifiées; il a d'ailleurs étendu celles-ci, sans plus de raisons, aux papilles chitineuses de la brosse hypopharyngienne (*l. c.*, p. 138), et NOLAND a commis la même erreur en interprétant l'hypopharynx de *Liposcelis divinatorius* (1924, fig. 4 : *tast cones*).

Par contre, il existe des terminaisons nerveuses indiscutables qui ont échappé jusqu'ici à l'observation. Pour ne pas préjuger leur

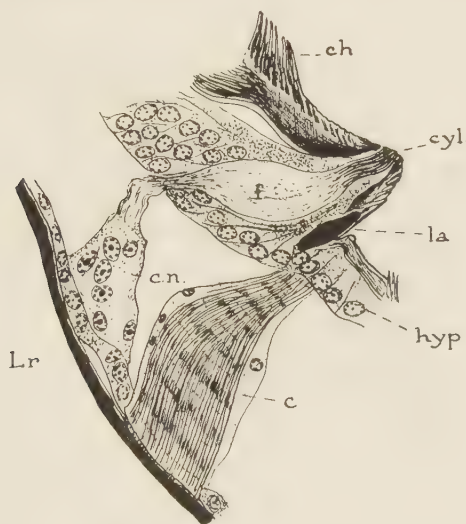


Fig. 76. — Reconstitution de l'organe épipharyngien *c* de la fig. précédente par projection de plusieurs coupes successives sur le plan sagittal. — *c. n.* : cellules nerveuses du ganglion de l'organe; *cyl* : différenciations cylindriques apicales de l'organe; *f* : fibrilles nerveuses; *la* : lame chitineuse transverse sur laquelle s'attachent les muscles *c*. Autres notations comme fig. 75 (Obj. imm. Zeiss 90; oc. comp. $\times 15$).

fonction, elles seront désignées sous le nom d'*organes épipharyngiens*. Il en existe quatre paires, débouchant chacune sur la ligne longitudinale médiane de l'épipharynx, en s'échelonnant depuis l'apex du labre jusqu'à une petite distance de la bouche. On peut les nommer, en considérant chaque paire comme un organe complet, et d'après leurs positions respectives : *organe préapical* (*A*), *organe médian* (*B*), *organe intermédiaire* (*C*), *organe préoral* (*D*). La figure 75 dispensera d'explications supplémentaires. Tous ces

organes sont desservis par les nerfs du labre ; il suffit de décrire l'un d'eux.

Prenons comme exemple l'organe médian, qui, plus volumineux, est d'observation plus aisée. Il est constitué par deux groupes de cellules nerveuses, symétriques par rapport au plan sagittal, appliqués contre l'hypoderme de la face *antérieure* du labre, et recevant chacun un fort rameau (d'ailleurs très court) du nerf du labre correspondant ; ces véritables ganglions sont situés dorsalement par rapport aux muscles déprimeurs de l'épipharynx (fig. 76). De chacun d'eux part un faisceau de fibrilles qui pénètre dans l'hypoderme épipharyngien, arrive à la cuticule chitineuse et traverse celle-ci sous forme de tubes ou de baguettes cylindriques. Ces cylindres, au nombre d'une dizaine pour l'organe médian, présentent une particularité intéressante : ils sont nettement limités par une zone différenciée qui, avec la méthode de triple coloration employée, prend une teinte rouge violacé tout à fait caractéristique, très différente de celle de tous les autres éléments histologiques voisins. Fait curieux, cette teinte rappelle exactement celle des clous scolopaux des organes chordotonaux ; il semble donc qu'on soit autorisé à conclure que les deux formations ont une composition chimique au moins très voisine, opinion renforcée par le fait qu'il s'agit, dans les deux cas, de différenciations de terminaisons nerveuses périphériques.

Les organes préapical et intermédiaire ne diffèrent que par le plus petit nombre de cylindres terminaux ; les ganglions du deuxième sont appliqués contre la face ventrale d'un septum transversal tendu entre les cavités du labre et de l'ante-clypeus ; les cylindres terminaux forment deux groupes de 4 ou 5 de part et d'autre du plan sagittal. Quant à l'organe préoral, il ne montre que deux cylindres.

Que dire relativement à la fonction de ces organes ? Leur position incite à les considérer comme des terminaisons gustatives, mais on sait trop combien les interprétations dictées par de simples analogies sont dangereuses ; on se gardera donc de conclure.

III

Champ radial alaire.

A l'origine de la nervure radiale de chaque aile, et sur la face dorsale, on observe une area perforée de petits pores (fig. 52, 53). En coupe transversale (fig. 77), on voit que ces pores correspondent à des perforations de la cuticule, au-dessous desquelles on trouve un tissu lâche formé par deux sortes d'éléments : 1° des cellules à noyau relativement petit, de nature hypodermique ; quelques-unes sont appliquées contre le tégument chitineux, d'autres font saillie dans la cavité de la nervure, certaines d'entre elles contribuant à la formation du septum longitudinal déjà signalé (p. 208) ; 2° entre ces cellules, d'autres, de plus grande dimension, à noyau volumineux renfermant de nombreux grains de chromatine, sont reliées au nerf radial, et présentent un prolongement distal qui pénètre dans les perforations de la chitine. L'aspect est celui des cellules « olfactives » classiques (éléments du type cœloconique). Je n'ai rien vu qui permette de parler de formations glandulaires annexes.

Des terminaisons nerveuses identiques sont connues à la base des ailes de certains Lépidoptères, et VOGEL (1912) leur attribue une fonction olfactive. Il faut reconnaître que leur structure les rapproche considérablement des éléments olfactifs, connus sur les antennes d'autres Insectes, et dont la fonction a été établie par des expériences indiscutables. Toutefois, je ne risquerai aucune hypothèse, actuellement, sur la physiologie du champ radial alaire des Psoques ; je signalerai seulement que ces Insectes réagissent nette-



Fig. 77. — Coupe du champ radial alaire de *Stenopsocus stigmaticus*. — *c. n.* : cellules nerveuses ; *ch* : cuticule chitineuse ; *hyp* : éléments hypodermiques ; *n. r.* : branche radiale du nerf alaire ; *p* : pores (Obj. imm. Zeiss 90 ; oc. comp. $\times 15$).

ment aux « odeurs », et que je n'ai pas trouvé de terminaisons semblables sur leurs antennes.

IV

Les organes chordotonaux.

Grâce à la technique employée, ils ont pu être mis facilement en évidence, les clous scolopaux prenant une coloration « lie-de-vin » tout à fait caractéristique. Leurs dimensions réduites n'ont pas per-

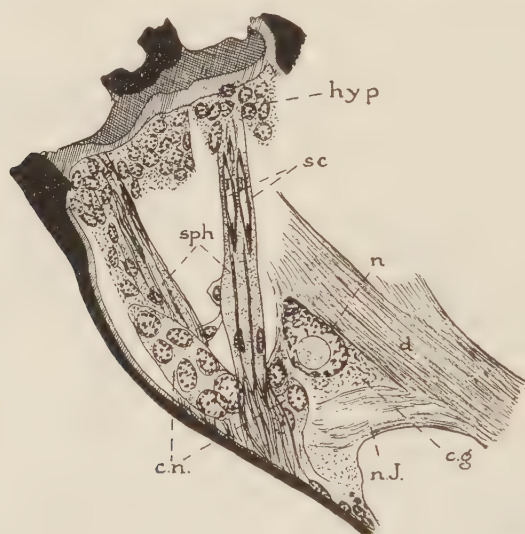


Fig. 78. — Portion de coupe parasagittale du pédicelle de l'antenne de *Stenoposus stigmaticus* ♂, montrant une partie de l'organe de Johnston. *c. g.* : cellule géante et son noyau *n*; *c. n.* : cellules du ganglion de l'organe de Johnston; *d* : nerf deutocérébral; *hyp.* : hypoderme; *n. J.* : nerf de la partie ventrale de l'organe de Johnston; *sc* : deux clous scolopaux; *sph* : scolopophores (Obj. imm. Zeiss 90; oc. comp. $\times 7$).

mis d'en faire une analyse cytologique détaillée, mais on reconnaît toujours les cellules nerveuses groupées en ganglion, les clous scolopaux en fuseaux très allongés, et enfin les cellules limitantes externes, avec leurs noyaux plus petits appliqués étroitement contre le scolopophore. Le plus souvent, on ne voit pas de ligament « tenseur », ce qui n'empêche pas les organes d'être parfaitement

rectilignes. Enfin, le nombre de scolopophores est très variable suivant l'organe considéré. Voici la liste des organes chortodonaux que j'ai trouvés chez *Stenopsocus stigmaticus*.

1) *Organe de Johnston* (fig. 26 et 78). — C'est le nom sous lequel on désigne les groupes d'organes chortodonaux qu'on trouve dans le deuxième article des antennes des Insectes. D'une étude d'ensemble, EGGERS conclut à sa présence dans tous les ordres; n'ayant pu me procurer le travail de cet auteur, je ne sais si sa conclusion englobe les Psocoptères.

L'organe de Johnston de *Stenopsocus* ressemble beaucoup à celui que MAC INDOO a figuré chez le Papillon du Pommier (1929, fig. 14). Il est assez complexe, et comporte plusieurs faisceaux de scolopophores correspondant à deux ganglions, l'un ventral externe, l'autre dorsal interne; le premier est nettement délimité, tandis que le second est plus diffus; chacun d'eux est relié au nerf antennaire par un rameau très court. A la base proximale du rameau ventral, on trouve toujours un noyau géant, à nucléole volumineux. Le ganglion ventral émet deux faisceaux de scolopophores, l'un parallèle à la paroi de l'antenne, l'autre traversant obliquement le pédicelle; le ganglion dorsal ne donne qu'un faisceau de scolopophores, mais étalés sur toute la paroi interne. Les trois groupes s'attachent distalement sur la membrane articulaire entre le pédicelle et le premier article du flagellum.

2) *Organe chordotonal du scape*. — Un clou scolopal isolé; du côté interne ventral, entre l'articulation du scape avec le pédicelle et la paroi du scape.

3) *Organe chordotonal de l'articulation antérieure de la mandibule* (fig. 9). — Part d'un rameau tégumentaire du nerf du labre, et s'attache sur la membrane articulaire reliant la mandibule à la base de la pretentorina; son innervation conduit à l'attribuer au domaine tritocérébral; il montre deux ou trois clous scolopaux assez courts.

4) *Organe chordotonal labial*. — Part du nerf labial, un peu en avant de l'origine du muscle *h*, et va au tégument ventral du labium, à la limite du mentum et du submentum, près de l'insertion distale du muscle *p* (fig. 40). Un ou deux clous scolopaux. Très difficile à voir, à cause de sa ténuité.

5) *Organe chordotonal prothoracique antérieur* (fig. 57). — De l'extrémité proximale du sclérite latéro-cervical au bord antérieur

du pronotum. Le ganglion est desservi par un rameau du nerf prothoracique antérieur 1 (ou 1-intercalaire). Le faisceau de scolopophores est très développé.

6) *Organe chordotonal prothoracique postérieur*. — Quatre ou cinq clous scolopaux ; le ganglion initial est presque accolé au nerf

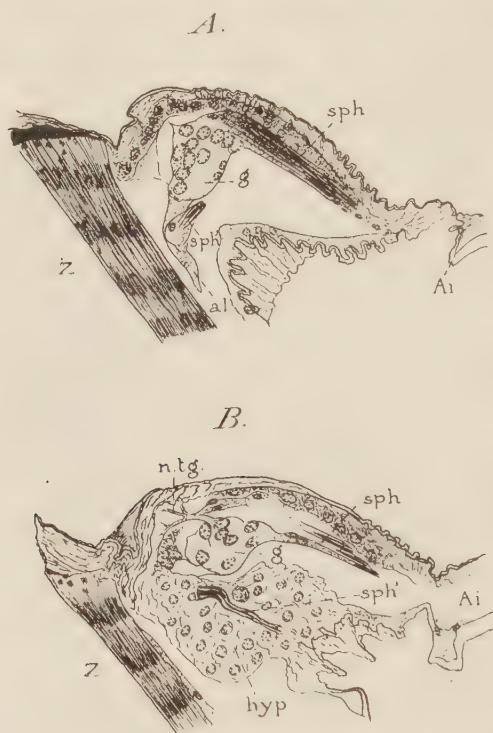


Fig. 79. — Organe chordotonal alaire mésothoracique antérieur (deux coupes horizontales successives, A ventrale). — *Ai* : aile ; *g* : ganglion de l'organe chordotonal ; *n. tg.* : rameaux nerveux tégumentaires issus du ganglion de l'organe latéral ; *sph* : scolopophores de l'organe latéral ; *sph'* : ceux de l'organe dorsal, vus par transparence, dans la coupe B, à travers l'hypoderme *hyp* du bord notal de l'aile ; *Z* : faisceaux du muscle du processus pleuro-alaire (Obj. imm. Zeiss 90 ; oc. comp. $\times 7$).

intercalaire mésothoracique, et paraît s'appuyer sur le ligament chitineux allant de la spina à la paroi latérale du corps ; l'extrémité dorsale de l'organe s'insère sur l'épimère prothoracique, tout à fait dorsalement.

7) *Organe chordotonal prothoracique ventral*. — Deux clous

scolopaux délicats; va de la face antéro-ventrale du ganglion prothoracique à l'articulation du bord antérieur de la hanche prothoracique.

8) et 9) *Organes chordotonaux mésothoracique et métathoracique ventraux*. — Exactement homologues du précédent. Toutefois, l'organe mésothoracique dépend d'un rameau ventral du nerf 1 (fig. 59). Il n'a pas été possible de vérifier s'il en est de même pour les organes pro et métathoraciques, qui semblent partir directement de la face ventrale du ganglion.

10) *Organe chordotonal antérieur de l'aile mésothoracique* (fig. 79). — Faisceau de nombreux scolopophores courts partant d'un ganglion appliqué contre l'hypoderme de l'articulation antérieure de l'aile, avant la tegula, et dont les extrémités distales s'insèrent sur le bord interne de cette tegula. Le ganglion est desservi par le rameau antéro-externe du nerf alaire.

En outre, deux scolopophores *sph'*, se détachent du nerf alaire avant le ganglion, et s'élèvent verticalement pour venir s'insérer sur le bord externe du mésotergum, dans le pli de l'articulation notale du bord antérieur de l'aile.

11) *Organe chordotonal postérieur de l'aile mésothoracique*. — Desservi par la partie du nerf alaire qui pénètre dans le champ anal; va de l'articulation postérieure de l'aile au bord dorsal de l'épimère, en arrière de l'insertion du muscle F; deux clous scolopaux.

12 et 13) *Organes chordotonaux antérieur et postérieur de l'aile métathoracique*. — Homologues des précédents, mais moins développés.

14) *Organe chordotonal antérieur du premier segment abdominal*. — Important faisceau de scolopophores allant s'insérer distalement sur le tergite du 1^{er} segment abdominal, en avant de la dépression transversale de celui-ci; le ganglion, situé très près du sternite, latéralement, est desservi par une branche du nerf intercalaire thoraco-abdominal (fig. 80).

15) *Organe chordotonal postérieur du premier segment abdominal*. — A peu près de la même importance que le précédent, il va du sternite au tergite du premier segment, mais en arrière de la dépression transversale; il est desservi par le nerf abdominal 1 (fig. 80).

16) *Organe chordotonal abdominal postérieur* ⁽¹⁾. — Dans la région apicale de l'abdomen, va du tégument du IX^e sternite au bord antéro-ventral du paraprocte; n'est formé que de deux ou trois clous scolopaux.

Quelques remarques s'imposent à la suite de l'énumération précédente.

1^o Lorsque les fibres chordotonales sont nombreuses dans un même organe (1, 5, 10, 12, 14 et 15) elles sont en même temps

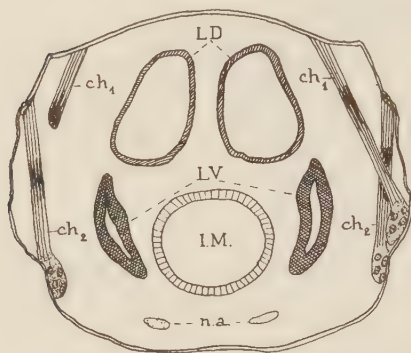


Fig. 80. — Organes chordotonaux abdominaux du 1^{er} segment abdominal de *Stenopsocus stigmaticus* (reconstitution schématisée par projection sur une coupe transversale de l'abdomen). — *ch*₁ : organe chordotonal antérieur; *ch*₂ : organe chordotonal postérieur; *I. M.* : début de l'intestin moyen; *LD* : glandes labiales dorsales; *LV* : glandes labiales ventrales; *n. a.* : nerf abdominal principal.

bien développées; dans les autres cas, elles sont généralement très grêles; on pourrait ainsi être tenté de distinguer, d'après la taille, deux catégories d'organes. Une telle classification serait injustifiée, car la structure des fibres est identique dans les deux cas. On peut aussi penser que le développement est en rapport avec l'importance de la fonction remplie, mais cela n'est guère démontrable.

2^o Si l'on tient compte de la position des organes chordotonaux, une constatation s'impose immédiatement: on les trouve dans des régions d'articulation. S'ils ne s'insèrent pas directement sur une membrane articulaire, comme c'est

le cas pour les organes prothoraciques et abdominaux antérieurs, ils sont alors tendus dans un espace amené à se déformer lors de mouvements relatifs importants: mouvements de la tête par rapport au prothorax, du prothorax par rapport au mésothorax, ou enfin de l'abdomen par rapport au thorax. De là à les considérer

(¹) Chez *Lænsia variegata*, il y a quelques scolopophores tendus entre le bord antérieur du disque à *trichobothria* et l'articulation dorsale des paraproctes. Je n'ai pu les retrouver chez *Stenopsocus*.

comme des « contrôleurs des mouvements », il n'y a qu'un pas ; le franchir, c'est peut-être attribuer aux rapports topographiques des organes une importance qu'ils n'ont pas en réalité. Et cependant, l'hypothèse reste séduisante ; c'est elle qui possède actuellement la faveur des entomologistes (SNODGRASS, 1926 ; MAC INTOSH, 1929, p. 44).

Quoi qu'il en soit, rien ne vient appuyer la vieille interprétation classique des organes chordotonaux considérés comme audirécepteurs (¹). Et. RABAUD (1932) a d'ailleurs montré toute la faiblesse de cette conception, à l'origine de laquelle on retrouve des préoccupations anthropomorphiques.

On sait d'autre part que certaines expériences, parmi lesquelles celles de RABAUD (*l. c.*, p. 137) sur les balanciers des Tipules, tendent à faire penser que les organes chordotonaux ont une action importante sur le tonus des muscles voisins. Normalement, le tonus musculaire des Psoques paraît faible, si l'on en juge d'après leur apathie ; cela s'accorde mal, *a priori*, avec le nombre important des organes ; mais si l'on analyse les faits de plus près, on s'aperçoit que la contradiction n'est qu'apparente. En effet, un insecte, même immobile, réagit instantanément et vigoureusement à une exci-

(¹) A ce sujet, il convient cependant de rappeler l'hypothèse récemment avancée par PEARMAN (1928 *a*), relativement à la production de son par les Psoques ailés, et, par réciprocité, à la possibilité de leur audition. Cet auteur décrit, précisément chez *Stenopsocus*, des différenciations tégumentaires de la face interne des coxæ postérieures, différenciations qu'il retrouve chez la plupart des genres européens ; il s'agit, pour chaque coxa, d'un mamelon formé d'expansions chitineuses papilliformes, disposées en files rayonnantes plus ou moins régulières, et au-dessous duquel on trouve un disque circulaire correspondant à une plage chitineuse amincie. Pour PEARMAN, les mamelons sont des stridulateurs, les disques constituant les tympans ou miroirs des organes des Orthoptères ; toutefois, il déclare n'avoir jamais perçu aucune stridulation ; cela ne démontre pas l'inexistence de celle-ci, qui pourrait être inaudible pour l'oreille humaine. Y aurait-il d'ailleurs stridulation, que le problème ne serait pas davantage résolu ; il faudrait prouver qu'elle est perçue par les Psoques ; or, rien, dans le comportement de ces insectes, n'autorise semblable conclusion ; *a fortiori*, considérer les organes chordotonaux comme organes auditifs constituerait une extrapolation vraiment audacieuse.

D'autre part, une série de coupes horizontales m'a révélé un fait singulier ; chez un ♂ de *Stenopsocus stigmaticus*, les hanches moyennes présentaient, sur une faible étendue, la même différenciation papilliforme que celle des mamelons des hanches postérieures. N'y aurait-il pas là une disposition morphologique appartenant à cette série des nombreuses « coaptations » décrites par CORSET (1931) chez les Insectes, sans que cet auteur ait toujours pu démontrer leur « utilité », ou même expliquer leur présence ?

tation d'ordre tactile ou olfactif (approche d'un pinceau imprégné d'alcool, de formol, etc.) ; et la rapidité du réflexe dénote, non seulement une transmission parfaite par le système nerveux, mais aussi un tonus musculaire non négligeable.

3° Une autre conséquence doit être tirée de la multiplicité des organes chordotonaux et de la diversité de leurs emplacements : c'est la difficulté d'étudier expérimentalement leur physiologie. En effet, la méthode d'élimination méthodique des organes se heurte ici à une impossibilité absolue, étant donné l'inaccessibilité de beaucoup d'entre eux. Si l'action de chaque paire d'organes ne s'exerce que sur une région déterminée du territoire anatomique, on pourra peut-être, par la destruction des plus accessibles, obtenir quelques résultats positifs. Toutefois, il paraît difficile d'éviter des traumatismes qui fausseront les résultats ; d'autre part, si un organe laissé en place a une influence prédominante, les réactions de l'insecte pourront n'être qu'insignifiantes, sans qu'on ait le droit de conclure à l'inefficacité de l'organe qui aura été éliminé. Ces réflexions montrent qu'on doit interpréter avec une grande prudence les résultats des expériences tentées jusqu'ici pour élucider la physiologie des organes chordotonaux ; ces expériences ont été le plus souvent négatives, mais rien ne prouve qu'on avait bien détruit les organes les plus importants de la région opérée : la première condition à remplir est donc de connaître parfaitement leur répartition ; le biologiste ne saurait se passer d'une connaissance approfondie de l'anatomie du sujet soumis à l'expérience. Par exemple, la localisation étroite des organes chordotonaux dans la région d'articulation des ailes, sans pénétration dans la base de celles-ci, peut expliquer les résultats négatifs donnés par les amputations d'ailes, même réalisées le plus près possible de la paroi du corps ; si l'organe chordotonal existe, il ne peut être atteint, et continue à jouer son rôle lorsque l'insecte est remis du choc opératoire.

CONCLUSIONS

L'étude précédente avait été entreprise dans le but d'obtenir une analyse aussi détaillée que possible de l'anatomie de *Stenopsocus stigmaticus*, et d'utiliser les résultats obtenus pour résoudre quelques problèmes de morphologie ; elle a permis de tirer quelques conclusions, qui paraissent définitives, quant à l'interprétation de certains organes des Psoques. En premier lieu, elle a prouvé que le plan général d'organisation de la plupart des formes européennes est très peu variable. Elle a en outre établi les points suivants :

1° La maxille des Psoques est construite suivant le type normal de la maxille insectienne, mise à part l'absence du cardo, confirmée par l'absence totale de la musculature correspondante. Son ciseau représente sans doute possible une lacinia ; il n'est pas détaché du stipes, avec lequel il garde les relations normales d'une lacinia ; sa partie invaginée peut être considérée comme un apodème d'insertion musculaire exagérément développé.

2° L'hypopharynx, malgré ses caractères spéciaux, appartient au type orthoptéroïde. Il ne renferme pas de glandes. On n'y trouve aucun élément musculaire attribuable à un segment intermédiaire entre les mandibules et les maxilles, et son interprétation par la théorie maxillulaire ne repose sur aucune base anatomique ; mieux, cette théorie est complètement infirmée par les faits. Il n'est pas sûr que les sclérites ovoïdes du plancher de cet hypopharynx puissent être homologués à des *fulcres*, au sens de BÖRNER ; la présence de superlinguae, ayant la même valeur que celles des Aptérygotes est également douteuse. Par contre, l'hypopharynx tout entier doit être considéré comme représentant la région sternale de plusieurs segments céphaliques, du tritocérébral *s. l.* au labial inclus.

3° Le tentorium a permis de mettre en évidence des ligaments chitineux qui peuvent être considérés comme des limites intersegmentaires généralement absentes chez les Ptérygotes : limite tritocérébro-mandibulaire et limite labio-prothoracique.

4° La région collaire ne peut guère s'interpréter qu'en la considérant comme une formation prothoracique, mais il existe, entre elle et le bourrelet post-occipital, une région (d'ailleurs réduite) appartenant indubitablement au domaine labial; les bras postérieurs du tentorium doivent ainsi être considérés comme des invaginations intersegmentaires maxillo-labiales.

5° L'anatomie des trois divisions classiques du thorax montre un plan d'organisation uniforme à peine altéré, dans le prothorax par la région collaire, et dans le ptérothorax par la coalescence des ganglions nerveux et la soudure des méso et métathorax; elle n'indique rien qui puisse être considéré comme segments intermédiaires entre ces divisions fondamentales.

6° L'étude du système nerveux a montré que celui-ci est très semblable au système nerveux de la plupart des Ptérygotes; les relations des sympathiques frontal et postérieur avec le ganglion cérébroïde y sont seulement un peu plus complexes que celles qu'on connaissait jusqu'à présent. Les nerfs attribués à un sympathique labial sont homologues de ceux qu'a décrits VERHOEFF (1903) chez les Blattides et les Mantides; en particulier le nerf noté 4 chez *Stenopsocus* (nerf des glandes labiales) paraît correspondre au nerf IV b de VERHOEFF; tous ces nerfs sont de nature exclusivement labiale, ce qui confirme les critiques de BÖRNER (1903) sur la théorie du *mikrothorax*. Dans le thorax, le comportement des nerfs intercalaires a montré l'intérêt de ces formations, généralement négligées par les auteurs, et sur lesquelles DENIS a déjà attiré l'attention.

7° Enfin, plusieurs faits se sont trouvés d'accord avec la théorie du segment superlingual de DENIS; mais je n'ai pas cru devoir introduire cette notion dans mes interprétations, parce que l'embryologie des Psoques est totalement inconnue⁽¹⁾.

A ce sujet, il faut noter que la question de l'existence d'un segment supplémentaire dans la tête des Insectes ne peut être considérée comme résolue. Rappelons qu'elle a une origine à la fois anatomique et embryologique. D'une part, les superlinguae de *Machilis* ressemblent à des appendices; en outre, celles d'autres Aptérygotes,

(1) Dans une note récente, PEARMAN (1934), décrivant une nouvelle espèce d'*Archipsocus*, annonce que l'embryologie de cette espèce est actuellement étudiée par le Dr FERNANDO, de Ceylan; le travail sera publié dans le *Quart. Journ. Micr. Sc.*

et même de certains Ptérygotes orthoptéroïdes rappellent, par leur disposition paire, des rudiments d'appendices. D'autre part, FOLSOM (1900), étudiant le développement du Collembole *Anurida maritima*, décrit une paire d'ébauches qui, d'abord prémandibulaires, émigrent vers l'arrière et donnent les superlinguæ.

Pour interpréter ces faits, un certain nombre d'anatomistes ont admis l'existence, dans la tête des Insectes où se rencontrent de telles formations, d'un segment qu'ils placent entre le mandibulaire et le maxillaire, et qui représenterait l'équivalent du segment maxillulaire des Crustacés ; les superlinguæ seraient les appendices de ce segment. C'est la théorie maxillulaire de l'hypopharynx, qui a été discutée à propos de l'interprétation de l'hypopharynx de *Stenopsocus*, et dont les principaux protagonistes ont été HANSEN (1893), FOLSOM (1900), CARPENTER (1903), BÖRNER (1904), EVANS (1921).

Cette théorie fut assez vivement combattue. CRAMPTON (1921 a) l'a critiquée en objectant que des formations comparables aux superlinguæ des Insectes se retrouvent chez les Crustacés, où elles flanquent la langue et sont connues sous le nom de paragnathes ; il admet l'homologie entre les deux structures sans d'ailleurs fournir d'arguments anatomiques. Comme d'autre part il s'appuie sur des données embryologiques douteuses (voir DENIS, p. 260), ses critiques perdent une partie de leur valeur.

DENIS (1928), étudiant dans ses moindres détails l'anatomie de la tête d'*Anurida maritima*, interprète les superlinguæ de ce Collembole comme ayant la valeur d'appendices dont la musculature et l'innervation ne peuvent être attribuées qu'à un segment compris entre le tritocérébral et le mandibulaire (donc antérieur au mandibulaire, et non postérieur) ; en se basant sur les données embryologiques de FOLSOM, il considère ce segment comme autonome, et le nomme *segment superlingual* ou *rostral*.

Récemment, HANSEN (1930) reprend la question avec *Japyx*, mais d'un autre biais ; il admet que l'hypopharynx (lingua et superlinguæ) de cet Insecte est tout entier une formation sternale mandibulo-maxillaire ; mais il trouve par ailleurs une paire d'appendices, situés entre la mandibule et la maxille, et qu'il considère comme représentant les maxillules des Crustacés. Or, SILVESTRI (1932), en s'appuyant sur l'embryologie du même *Japyx*, démontre que les soi-disant appendices maxillulaires de HANSEN ne sont

autres que les lobes externes (galeæ) des véritables maxilles. Ainsi, la théorie maxillulaire, qui semblait vouloir renaître, est condamnée une fois de plus.

Mais SILVESTRI ne dit rien de l'hypothèse de DENIS, qu'il n'accepte cependant pas, si l'on juge d'après le tableau résumé de la page 341, dans lequel il n'est pas question de segment superlingual. Ce tableau apporte d'ailleurs des conclusions surprenantes, au moins en ce qui concerne la comparaison entre Crustacés et Insectes ; on y voit en effet homologuer l'antennule du Crustacé au labre de l'Insecte (avec, cependant, un point d'interrogation), l'antenne crustacéenne à l'antenne insectienne, et les mandibules crustacéennes aux appendices intercalaires (tritocérébraux) avortés des Insectes. Les conclusions de SILVESTRI s'appuient naturellement sur ses recherches embryologiques. Malheureusement, celles-ci portent exclusivement sur le développement des appendices, sans considération des neuromères. Or, le labre des Insectes est desservi exclusivement par le tritocerebrum, et le nerf du labre naît franchement entre les nerfs antennaire et mandibulaire ; tandis que, chez les Crustacés, les antennules sont desservies par une paire de nerfs deutocérébraux ; et ceux-ci se détachent toujours en avant des nerfs antennaires, qui sont titrocérébraux. Si l'on veut établir des homologues entre la segmentation des Crustacés et celle des Insectes, il ne faut pas seulement tirer argument des analogies de topographie ou de forme des ébauches d'appendices, mais il faut aussi se préoccuper des équivalences possibles des neuromères ; SILVESTRI paraît avoir négligé ce point de vue. Les conceptions classiques restent donc valables, jusqu'à plus ample informé, au moins en ce qui concerne les segments proto, deuto et tritocérébraux des Crustacés et des Insectes.

Mais la question du segment superlingual des Insectes n'est toujours pas résolue. Encore que les Psoques apportent des données morphologiques qui s'accordent avec l'hypothèse de DENIS, la prudence commande de ne pas conclure trop hâtivement.

*
* *

Une autre question se pose à présent : peut-on utiliser une telle étude pour rechercher les affinités qui existent entre les Psoques et les groupes voisins ? Il importe d'abord de poser convenablement le

problème. Si l'on veut, d'après l'anatomie d'une espèce prise au hasard, établir les liens phylogénétiques qui unissent les Psoques aux autres Ptérygotes, il est inutile d'aborder la discussion, qui ne peut avoir de sens ; il ne saurait être question de phylogénie si l'on ne dispose d'un grand nombre de faits paléontologiques permettant de reconstituer des phylums et de les comparer. Mais sans prétendre fixer la position systématique des Psocoptères, on peut essayer de mettre en évidence les caractères anatomiques qu'ils possèdent en commun avec d'autres ordres.

En premier lieu, il convient de rappeler l'identité remarquable de la structure des mandibules, maxilles et hypopharynx des Psoques et des Mallophages ; à ce point de vue, la parenté étroite des deux ordres est indubitable, car on ne voit pas comment on pourrait expliquer des analogies aussi étroites, portant sur plusieurs organes, par une simple convergence ; cette parenté est d'ailleurs admise actuellement par tous les auteurs.

D'autre part, un certain nombre de faits rapprochent les Psoques du tronc orthoptéroïde, surtout des ordres groupés par CRAMPTON dans son superordre des Panisoptera (Isoptères, Blattides, Mantides, etc.) : l'ante-clypeus et le trochantin mandibulaire sont des caractères orthoptéroïdes ; la musculature mandibulaire, on l'a vu, se retrouve, avec le même type, chez plusieurs ordres du même tronc ; il en est de même pour le tentorium et l'hypopharynx (mis à part leurs caractères spéciaux), pour le labium, malgré la réduction de certaines de ses parties, pour le système nerveux céphalique ⁽¹⁾ et en particulier pour sa région labiale.

Enfin, la musculature thoracique, aussi bien appendiculaire que somatique, l'appareil circulatoire, et même la structure des gonapophyses de la femelle, chez les genres où celles-ci sont bien développées, viennent renforcer les rapprochements précédents.

La structure très spéciale de la maxille constitue un caractère particulier, par la lacinia différenciée en ciseau. Or, cette différen-

(1) On ne saurait faire entrer ici en compte la partie thoracique du système nerveux, qui paraît tellement variable chez les Insectes que sa condensation plus ou moins poussée ne paraît pas avoir de signification morphologique précise, au moins si l'on compare un ordre à un autre ; c'est ainsi que le type des Psoques se retrouve à peu près exactement chez certains Hyménoptères (*Bombus*, BRANDT, 1879 b), et certains Coléoptères (*Bostrichus*, *Aerilius*, *Melolontha*, *Celonis*, BRANDT, 1879 a), alors que d'autres genres des mêmes ordres montrent des dispositions très différentes.

ciation fait penser aux soies maxillaires des Hémiptères et Thysanoptères; les homologues entre les musculatures ont été établies de manière satisfaisante par BÖRNER (1929), et l'embryologie confirme en outre l'assimilation de ces soies à des laciniae maxillaires chez les Hémiptères. Aussi ne faut-il pas s'étonner de voir BÖRNER (1904) et après lui CRAMPTON rassembler les Psoques, Rhynchotes et Thrips dans un même superordre. Le corpus allatum unique des Psoques et de certains Rhynchotes appuie ce rapprochement. Mais peut-être ne doit-on pas s'exagérer l'importance de ces analogies? Il y a des différences importantes entre une tête de Psoque et une tête d'Hémiptère. Encore que les sclérites frontaux, clypéaux et labraux puissent vraisemblablement être homologués, comme l'a montré SNODGRASS (1927), et que, d'après BÖRNER (1929), les musculatures mandibulaires puissent être mises en parallèle, il ne faut pas oublier que la lacinia maxillaire des Psoques n'est pas une pièce détachée, et que la mandibule est une mandibule broyeurse.

En résumé, il y a des caractères anatomiques communs entre les Rhynchotes et les Psoques, mais ces derniers se rapprochent beaucoup plus, par leur morphologie, des ordres groupés sous le nom d'Insectes orthoptéroïdes. Cette conclusion s'accorde avec les vues de MUIR (1921, 1926), de KARNY (1930) et de WALKER (1933), un peu moins bien avec celles de BÖRNER et de CRAMPTON, qui séparent volontiers les Psocoptères des Orthoptéroïdes.

..

L'étude précédente a conduit, indirectement, à d'autres conclusions d'une portée plus générale. A plusieurs reprises, il a fallu constater l'absence de relation nécessaire entre la structure d'un organe et l'« utilité » de cet organe; l'exemple le plus typique est fourni par la lacinia maxillaire, qui, manifestement, ne sert pas à l'insecte, puisque son mouvement de va-et-vient n'aboutit pour ainsi dire jamais à une action mécanique sur les aliments.

Un autre cas est celui des muscles homologues, chez *Nymphopsocus*, du ligament tentorio-hypopharyngien de *Stenopsocus*. D'évidence, le « rôle » du ligament est réduit, chez ce dernier genre, à celui d'une liaison entre la région orale de l'hypopharynx et le tentorium; on est alors conduit à considérer les muscles correspondants de *Nymphopsocus* comme ayant un médiocre intérêt physiolo-

gique; il est à peu près certain que ces muscles ne jouent pas d'autre rôle que celui de simples ligaments. Et l'on peut se demander s'il n'en est pas ainsi pour certains muscles somatiques du thorax. De même, l'existence des muscles tentoriaux de la mandibule ne peut se justifier par leur utilité, puisque les mouvements d'adduction auxquels ils contribuent sont produits principalement par un puissant adducteur tergal qui suffit à lui seul chez d'autres Insectes. Enfin, j'ai signalé l'absence de corrélation entre l'innervation et la fonction des groupes musculaires agissant sur les trochanters des pattes thoraciques.

Il s'agit là de faits appartenant à la catégorie de ceux qu'ET. RABAUD a mis en évidence en bien d'autres cas (cf. *Zoologie biologique*, fasc. I), et qui devraient suffire à ruiner les interprétations, d'un finalisme plus ou moins déguisé, qui encombrement la biologie sous le masque de la théorie de l'*adaptation morphologique*.

Or, par un détour assez curieux, ces faits rendent à la morphologie un intérêt que celle-ci paraissait avoir perdu. En premier lieu, seules des analyses précises permettent de reconnaître jusqu'à quel point les structures anatomiques sont — ou ne sont pas — adaptées au fonctionnement des organes. Mais en outre, comment interpréter des dispositions morphologiques sans utilité physiologique? Répondre que les variations se font au hasard, et, partant, ne présentent qu'un médiocre intérêt, ne résout pas la question; il y a certainement un autre enseignement à tirer de ces variations des formes. N'est-il pas remarquable, par exemple, que les deux exemplaires permien de Coléoptères vrais récemment décrits par MARTYNOW « appartiennent précisément à un type encore existant dans la faune actuelle et que la morphologie de l'adulte, comme celle de la larve, conduisent à considérer comme le plus synthétique de l'ordre »? (P. de PEYERIMHOFF, *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 1934, p. 43).

Il n'est d'ailleurs pas dans ma pensée de prétendre que la morphologie soit en elle-même une fin; j'ai seulement voulu montrer que, par les services qu'elle rend à la biologie, et par les lumières qu'elle projette sur l'évolution des organismes, elle ne mérite pas le discrédit dont on l'accable actuellement; elle a, certes, beaucoup de choses encore à nous apprendre.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ⁽¹⁾

1926. ALEXANDROWICZ (J. S.). — The innervation of the heart of the Cockroach (*Journ. Comp. Neur.*, vol. XLI, n° 1).
1931. BADONNEL (A.). — Sur les pièces buccales de *Scoliopsyllopsis Latreillei* End. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LVI).
1932. BADONNEL (A.). — Sur les genitalia des Psokes (note préliminaire) (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LVII).
1933. BADONNEL (A.). — Sur l'Anatomie de *Stenopsocus stigmaticus* Imh. et Labr. (note préliminaire) (*Bull. Soc. Ent. France*).
1924. BALDUS (K.). — Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. CXXII).
1926. BALL (A.). — Les Psocidæ de Belgique (*Ann. et Bull. Soc. Ent. Belg.*, LXVI).
1909. BERLESE (A.). — Gli Insetti (Milano).
1846. BLANCHARD (E.). — Du système nerveux des Insectes. Mémoire sur les Coléoptères (*Ann. Sc. nat.*).
1882. BERTKAU (P.). — Ueber die Speicheldrüsen der Psociden (*Verh. Nat. Ver. Bonn.*, 39).
1900. BORDAS (L.). — Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sus-intestinal ou stomato-gastrique des Orthoptères (*Bull. Sci. France et Belgique*, t. XXXIII).
1903. BÖRNER (C.). — Kritische Bemerkungen über vergleichendmorphologische Untersuchungen K. Verhoeff's (*Zool. Anz.*, 26).
1904. BÖRNER (C.). — Zur Systematik der Hexapoden (*Zool. Anz.*, 27).
1906. BÖRNER (C.). — Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden (*Zool. Anz.*, 34).
1909. BÖRNER (C.). — Die Beizmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung (*Zool. Anz.*, 37).
1929. BÖRNER (C.). — Mandibeln und Maxillen bei Psociden, Thysanopteren und Rhynchoten (*Zeitsch. wiss. Insektenbiologie*, XXXIV).
- 1879 a. BRANDT (E.). — Vergleichend-anatomische Skizze des Nervensystems der Insekten (*Hor. Soc. Ent. Rossicæ*, 15).
- 1879 b. BRANDT (E.). — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren (*Hor. Soc. Ent. Rossicæ*, 15).
1916. BROCHER (F.). — Nouvelles observations biologiques sur les Dytiscides (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 56).
1917. BROCHER (F.). — Etude expérimentale sur le fonctionnement du vais-

(1) Une partie des travaux mentionnés ici se trouvent déjà dans la liste bibliographique de DENIS (1928) ; j'ai cherché à compléter celle-ci en signalant les travaux importants d'anatomie entomologique parus depuis 1928.

- seau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 56).
1919. BROCHER (F.). — *Id.* : 2^e partie : Les organes pulsatiles méso et méta-tergaux des Lépidoptères (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 58).
1920. BROCHER (F.). — *Id.* : 3^e partie : Le Sphinx *Convolvuli* (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 60).
1877. BURGESS (E.). — On the structure of the head of *Atropos* (*Psyche*, 2, 87).
1878. BURGESS (E.). — The Anatomy of the head and structure of the maxilla in Psocidæ (*Proc. Boston Soc. H. N.*, 19).
- 1930 a. BUGNION (E.). — Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis (*Bull. Soc. roy. ent. Egypte*).
- 1930 b. BUGNION (E.). — Les organes buccaux de la Nébrie (*Nebria complanata* L.) avec la description de l'arc pharyngé de cet insecte (*Bull. et Ann. Soc. ent. Belg.*).
1903. CARPENTER (G. H.). — On the relationships between the Classes of the Arthropoda (*Proc. R. Irish Acad.*, vol. XXIV).
- 1921 a. CARPENTIER (F.). — Ptérothorax et Prothorax. Etude des segments thoraciques d'un Orthoptère : *Tachycines asynancorus* Adel. (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXI).
- 1921 b. CARPENTIER (F.). — Sur l'endosquelette prothoracique de *Gryllotalpa vulgaris* (*Bull. Acad. Sc. Belg.*).
1930. CHAPMANN (P. J.). — Corrodentia of U. S. A. : I Sub. ord. Isotecnomera (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, XXXVIII).
1920. CHOPARD (L.). — Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères (Thèse Paris).
1929. COCKERELL (T. D.). — Notes and observations : the Psocoid Family Cæciliidæ (*Entomologist*, LXII, p. 19).
1902. COMSTOCK et KOCHL. — The Skeleton of the head of Insects (*Amer. Nat.*, XXXVI).
1931. CORSET (J.). — Les coaptations chez les Insectes (*Suppl. Bull. Biol. Fr. et Belg.*, XIII).
1917. CRAMPTON (G. C.). — The nature of the Veracercix or Neck region in Insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 10).
1930. CRAMPTON (G. C.). — Some anatomical details of the remarkable winged Zorapteron, *Zorotypus Hubbardi* Caudell, with notes on its relationships (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, 22).
- 1921 a. CRAMPTON (G. C.). — The origin and homologies of the so-called Superlinguæ or paragnaths of Insects or related Arthropods (*Psyche*, XXVIII).
- 1921 b. CRAMPTON (G. C.). — The sclerites of the head, and the mouth parts of certain immature and adult insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 14).
- 1921 c. CRAMPTON (G. C.). — Notes on the Ancestry of the Hymenoptera (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, 23).
- 1922 a. CRAMPTON (G. C.). — A comparison of the first maxillæ of Apterygotan Insects and Crustacea from the Stand point of Phylogeny (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, 24).
- 1922 b. CRAMPTON (G. C.). — The derivation of certain types of head capsule in Insects from Crustacean prototypes (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, 24).
- 1922 c. CRAMPTON (G. C.). — Evidences of relationship indicated by the venation of the fore-wings of certain insects, with special reference to the Hemiptera-Homoptera (*Psyche*, 29).
1923. CRAMPTON (G. C.). — A phylogenetic comparison of the Maxillæ throughout the orders of Insects (*Journ. N. Y. ent. Soc.*, XXXI).

1926. CRAMPTON (G. C.). — A comparison of the neck and prothoracic sclerites throughout the orders of Insects from the stand point of Phylogeny (*Trans. Amer. ent. Soc.*, LII).
1932. CRAMPTON (G. C.). — A phylogenetic study of the head capsule in certain orthopteroid, psocoid, hemipteroid and holometabolous insects (*Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, 27).
1913. CUMMINGS (B. F.). — On some points in the anatomy of the mouth parts of the Mallophaga (*Proc. Zool. Soc. London*).
1883. DAHL (Fr.). — Ueber die Hörhaare bei den Arachnoiden (*Zool. Anz.*, 6).
1928. DAWYDOFF (C. N.). — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés (Paris, Masson).
1928. DENIS (J. R.). — Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes (*Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 68).
1919. DU PORTE (E. M.). — The propleura and the pronotal sulci of the Orthoptera (*Canad. ent.*).
1920. DU PORTE (E. M.). — The muscular system of *Gryllus domesticus* Fabr. (*Ann. Ent. Soc. Am.*, 13).
1924. EGGERS (F.). — Zur Kenntniss der Antennalen Stiftführenden Sinneorgane der Insekten (*Zeitsch. wiss. Biol., Abt. A, Morph. Ökol. Tiere*, 2).
- 1903 a. ENDERLEIN (G.). — Die Copeognathen des Indo-australischen Faunengebietes (*Ann. hist. nat. Mus. Nation. Hungar.*, Bd I).
- 1903 b. ENDERLEIN (G.). — Ueber die Morphologie. Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien (*Zool. Anz.*, 26).
1905. ENDERLEIN (G.). — Morphologie, Systematik und Biologie der Atropiden und Troctiden (*Res. Swed. Zool. Exp. Egypt and White Nile 1901*).
1907. ENDERLEIN (G.). — Ueber die segmentale Apotome der Insekten und zur Kenntniss der Morphologie der Japygidæ (*Zool. Anz.*, 31).
1908. ENDERLEIN (G.). — Beiträge zur Kenntniss der Copeognathen (*Væltzkow, Reise in Ostafrika Wiss. Ergebn.*, Bd. 2).
1911. ENDERLEIN (G.). — Die fossilen Copeognathen und ihre Phylogenie (*Paleontographica*, 58).
1921. EVANS (A. M.). — On the structure and occurrence of Maxillulæ in the orders of Insects (*Journ. Linn. Soc. London*, XXXIV).
1910. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Contribution à l'étude des glandes labiales des Hydrocorises (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 9^e série, 12).
1922. FEUERBORN (H. J.). — Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung (*Zool. Anz.*, 54).
1900. FOLSOM (J. W.). — The development of the mouths-parts of *Anurida* (*Bull. Mus. Harvard Coll.*, vol. XXXVI).
1914. FORBES. — A structural study of the Caterpillars : II, the somatic muscles (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 7).
1928. GEORGE (C. J.). — The morphology and development of the genitalia and genital ducts of Homoptera and Zygoptera as shown in the life histories of *Philænus* and *Agrion* (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, 72).
1882. GRABER (V.). — Die chordotonalen Sinneorgane und das Gehör der Insekten (*Arch. mikr. Anat.*, 20).
1885. GROSSE (F.). — Beiträge zur Kenntniss der Mallophaga (*Zeit. wiss. Zool.*, XLII).
1883. HAGEN (H. A.). — Beiträge zur Monographie der Psociden : Familie Atropiden (*Stett. Ent. Zeit.*, XLVI).

1848. HALDEMANN (S. S.) et LEIDY (J.). — History, Transformation and internal Anatomy of *Corydalis cornuta*. (*Journ. Am. Acad. Arts a. Sci. Boston a. Cambridge*).
1908. HAMMAR. — On the nervous system of the larva of *Corydalis cornuta* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 1).
1904. HANDLIRSCH (A.). — Zur Systematik der Hexapoden (*Zool. Anz.*, 27).
1908. HANDLIRSCH (A.). — Die fossilen Insekten (Leipzig).
1893. HANSEN (H. J.). — Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten (*Zool. Anz.*, 16).
1917. HANSEN (H. J.). — On the Trichobothria (« auditory hairs ») in Arachnida, Myriopoda, and Insecta, with a summary of the external sensory organs in Arachnida (*Ent. Tidskr.*).
1930. HANSEN (H. J.). — Studies on Arthropoda. III. On the comparative morphology of the appendages in Arthropoda (Copenhagen).
1904. HENNEGUY (L.). — Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie (Paris).
1917. HESS. — The chordotonal organs and pleural discs of Cerambycid Larvæ (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 10).
1895. HEYMONS (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter Berücksichtigung der Keimblätterbildung (Iéna).
1897. HEYMONS (R.). — Ueber die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii* (*Sitzb. Akad. Wiss. Berlin*).
- 1899 a. HEYMONS (R.). — Ueber bläschenförmige Organe bei den Gespenstschrecken : Ein Beitrag zur Kenntniss des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. (*Sitzb. Akad. Wiss. Berlin*).
- 1899 b. HEYMONS (R.). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten (*Nova Acta Abh. Kaiserl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naturf.*, 74).
1887. HÖFER (H.). — Untersuchungen über des Bau der Speisendrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparat von *Blatta* (*Nova Acta Akad. Leop. Carol.*, 51).
- 1909-1913. HOLMGREN. — Termitenstudien (*K. Sv. Vet. Akad. Handl.*, Bd. XLIV, XLVI, XLVII et L).
1910. HOLSTE (G.). — Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers (*Zeit. wiss. Zool.*, XCVI).
1923. HOLSTE (C.). — Das Gehirn von *Dytiscus marginalis* L. (*Zeit. wiss. Zool.*, CXX).
1846. IMHOFF et LABRAM. — Insekten der Schweiz.
1924. IMMS (A. D.). — A general Textbook of Entomology (London).
1894. JANET (Ch.). — Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonaux chez les Fourmis (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CXVIII).
1899. JANET (Ch.). — Sur les nerfs céphaliques, les *corpora allata* et le tentorium de la Fourmi (*Mém. Soc. Zool. France*).
1900. JANET (Ch.). — Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte (*Thèse Paris*).
1905. JANET (Ch.). — Anatomie de la tête de *Lasius niger* (Limoges).
1906. JANET (Ch.). — Sur un organe non décrit du thorax des Fourmis ailées (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 146).
1911. JANET (Ch.). — Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaire chez l'Abeille, et sur la morphologie de la tête de cette espèce (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 152).

1925. JEANNEL (R.). — Sur les homologies des articles de la patte des Insectes (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 64).
1930. KARNY (H. H.). — Zur Systematik der Orthopteroiden Insekten. Zweiter Teil (*Treubia*, XII).
1922. KERSHAW (J. C.) et MUIR (F.). — The genitalia of the Anchenorhynchous Homoptera (*Ann. Ent. Soc. Am.*, XV).
1880. KOLBE (H. J.). — Monographie der deutschen Psociden (*Jahresber. Zool. Sect. f. Westphalen u. Lippe*, VIII).
1913. KÜHNLE (K. F.). — Das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen der gemeinen Ohrwürmes (*Forficula auricularia*) (*Jen. Zeit.*, Bd. L).
1794. LATREILLE. — (*Bull. Soc. Philomat.*, An III (Nivose), t. I).
1796. LATREILLE. — Précis des caractères génériques des Insectes, disposés dans un ordre naturel (Brive, Bourdeaux, An V).
1799. LATREILLE. — Le genre *Psocus*, in COQUEBERT : *Illustratio insectorum iconographica*, An VII, 4.
1908. LUDWIG. — Zur Biologie des *Stenopsocus stigmaticus*, der blattlausähnlichen Spinnflüglers (*Stett. Entom.*, 69).
1925. LUNDBLAD (O.). — Ueber das Vorkommen von Trichobothrien bei Nemopteren und Corrodentien (*Ent. Tidjk.*, XLVI).
1762. LYONET (P.). — Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois de Saule (La Haye).
1923. MAC GILLIVRAY. — The value of landmarks in Insect Morphology (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XVI).
1929. MAC INDOO (N. E.). — Tropisms and sense organs of Lepidoptera (*Smiths. Misc. Coll.*, vol. 81).
1916. MARTIN. — The thoracic and cervical sclerites of Insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, IX).
1923. MARTINI (E.). — Bemerkungen zu Feuerborns neuer Theorie über der Thoraxbau der Insekten (*Zool. Anz.*, Bd. 55).
1926. MARTYNOV (A.). — Jurassic fossil insects from Turkestan. 6. Homoptera and Psocoptera (*Bull. Acad. Sci. U. R. S. S.*).
1928. MARTYNOV (A.). — Permian fossil insects of Nord-East Europe (*Trav. Mus. géol. Acad. Sci. U. R. S. S.*, Leningrad, 4).
1901. DE MEIJERE (J. C. H.). — Ueber das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden (*Zool. Jahrb. Anat.*, 14).
1880. MICHELS (B. H.). — Nervensystem des *Oryctes nasicornis* im Larven, Puppen und Käferstande (*Zeit. f. wiss. Zool.*).
1933. MILLER (F. W.). — The musculature of the woolly Aphid of the Elm (*Schizoneura americana*). (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, XXVI).
1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides (*Suppl. Bull. Biol. France-Belgique*, VIII).
1910. MjöBERG (E.). — Studien über Mallophagen und Anopluren (*Ark. f. Zool.*, VI).
1871. MOSELEY. — On the circulation in the wings of *Blatta* and other insects (*Anat. Journ. Micr. Sci.*, XI).
- 1911 a. MUIR (F.) et KERSHAW (J. C.). — On the latter embryological stages of the head of *Pristhesancus papuensis* (Reduviidæ). (*Psyche*, 18).
- 1911 b. MUIR (F.) et KERSHAW (J. C.). — On the homologies and mechanism of the mouth-parts of Hemiptera (*Psyche*, 18).
1912. MUIR (F.) et KERSHAW (J. C.). — The development of the mouth parts in the Hemiptera, with observations on the embryo of *Siphanta* (*Psyche*, 19).

1921. MUIR (F.). — On some recent remarks on the phylogeny of *Homoptera* (*Psyche*, 28).
1926. MUIR (F.). — Reconsideration of some points in the morphology of the head of *Homoptera* (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 19).
1828. MÜLLER (J.). — Ueber ein eigentümliches, den Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten (*Nov. Act. Akad. Leop. Car.*, XIV).
1913. NABERT (A.). — Die Corpora allata der Insekten (*Zeit. wiss. Zool.*, Bd. CIV).
1821. NITSCH (C. L.). — Ueber die Eingeweide der Bücherlaus (*Psocus pulsatarius*) und über das Verfahren bei der Zergliederung sehr kleiner Insekten (*German's Magaz. Entom.*, t. 4).
1924. NOLAND (R. C.). — The Anatomy of the *Troctes divinatorius* Müll. (*Trans. Wisc. Acad. Sci.*, XXI).
1887. OUDEMANS (J. T.). — Bijdrage tot de Kenniss der Thysanura en Collembola (*Acad. Proefschrift*. Amsterdam).
- 1895 a. PAWLOWA (M.). — Ueber ampullenartige Blutcirculations organe im Kopfe verschiedener Orthopteren (*Zool. Anz.*).
- 1895 b. PAWLOWA (M.). — Zum Bau des Eingeweidenervensystem der Insekten (*Zool. Anz.*).
- 1928 a. PEARMAN (J. V.). — On sound production in the *Psocoptera* and on a presumed stridulatory organ (*Ent. Mont. Mag.*, 64).
- 1928 b. PEARMAN (J. V.). — Biological observations on British Psocoptera (*Ent. Mont. Mag.*, 64).
1932. PEARMAN (J. V.). — Notes on the genus *Psocus*, with special references to the british species (*Ent. Mont. Mag.*, 68).
1934. PEARMAN (J. V.). — A new species of *Archipsocus* (*Stylops*, vol. 3).
1915. PETERSON (A.). — Morphological studies on the head and mouth parts of the Thysanoptera (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 8).
1881. POLETAÏEW (N.). — Du développement des muscles d'ailes chez les Odonates (*Hor. Soc. Entom. Rossicæ*, 16).
1932. RABAUD (Et.). — Zoologie biologique. Fasc. I: Morphologie générale et système nerveux (Paris, Gauthier-Villars)
1901. RIBAGA (C.). — Osservazioni circa l'anatomia del *Trichopsocus dalii* Mc. Lachl. (*Riv. di Patol. veget.*, IX).
1920. RIBAGA (C.). — *Anisopsocus lichenophilus* (Redia).
1904. RIELEY. — The embryological development of the skeleton of head of *Blatta* (*Amer. Nat.*, 38).
1877. SCUDDER (S. H.). — On the structure of the head of *Atropos* (*Psyche*, 2 : 49).
1933. SHARGA (U. S.). — On the internal anatomy of some Thysanoptera (*Trans. Ent. Soc. London*, 81).
1902. SILVESTRI (F.). — Einige Bemerkungen über der sogenannten « Mikrothorax » der Insekten (*Zool. Anz.*, 25).
1927. SILVESTRI (F.). — Contribuzioni alla conoscenza dei Grylloblattidae (*Boll. Lab. Zool. Portici*, XX).
1932. SILVESTRI (F.). — Sulle appendici del capo degli « Japygidæ » (Thysanura entotropha) e rispettivo confronto con quelle dei Chilopodi, dei Diplopodi e dei Crustacei (*Trav. V° Cong. Int. Entom.*, Paris, 1933).
1924. SINGH PRUTHI (H.). — Development of the male genitalia in Homoptera with preliminary remarks on the nature of these organs in other Insects (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXIX).

1929. SINGH PRUTHI (H.). — Homologies of the genitalia of Insects (*Ent. Mont. Mag.*).
1905. SNODGRASS (R. E.). — A revision of the mouth parts of the Corrodentia (*Trans. Amer. Ent. Soc.*, 31).
1921. SNODGRASS (R. E.). — The mouth parts of the Cicada (*Proc. Ent. Soc. Washington*, 23).
1926. SNODGRASS (R. E.). — The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system (*Smiths. Misc. Coll.*, 77).
- 1927 a. SNODGRASS (R. E.). — Morphology and mechanism of the Insect Thorax (*Smiths. Misc. Coll.*, 80).
- 1927 b. SNODGRASS (R. E.). — The head and the mouth parts of the Cicada (*Proc. entom. Soc. Washington*, 29).
1928. SNODGRASS (R. E.). — Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages (*Smiths. Misc. Coll.*, 81).
1929. SNODGRASS (R. E.). — The thoracic mechanism of a grasshopper and its antecedents (*Smiths. Misc. Coll.*, 82).
1931. SNODGRASS (R. E.). — Morphology of the Insect abdomen. Part. I : general structure of the abdomen and its appendages (*Smiths. Misc. Coll.*, 85).
1932. SNODGRASS (R. E.). — Evolution of the Insect head and the organs of feeding (*Bur. Entom., United St. Depart. Agric.*, Washington).
1933. SNODGRASS (R. E.). — Morphology of the Insect abdomen. Part. II : The genital ducts and the ovipositor (*Smiths. Misc. Coll.*, 89).
1917. STÄGER (R.). — *Stenopsocus stigmaticus* und sein Erbfeind (*Zeitsch. wiss. Ins. Biol.*, XIII).
1828. STRAUS DÜRCKHEIM (H.). — Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Paris, Strasbourg, Bruxelles).
1919. TILLYARD (R. J.). — The Panorpid Complex, Pt 3 : the wing venation (*Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 44).
1923. TILLYARD (R. J.). — A monography of the Psocids of New-Zealand (*Trans. N. Z. Inst.*, LIV).
- 1926 a. TILLYARD (R. J.). — The Insects of Australia and New-Zealand (Sydney).
- 1926 b. TILLYARD (R. J.). — Kansas Permian Insects Part. 8 : The order Copeognatha (*Amer. Journ. Sci.*, XI).
1928. TILLYARD (R. J.). — Kansas Permian Insects. Part. 12 : The family Delopteridæ, with a discussion of its ordinal position (*Amer. Journ. Sci.*, XVI).
1918. TULLGREN (A.). — Zur Morphologie und Systematik der Hemipteren. I : Ueber das Vorkommen von s. g. Trichobothrien bei Hemiptera-Homoptera und ihre mutmassliche Bedeutung für das Heteropteren System. (*Ent. Tidsk.*).
1882. VAYSSIÈRES (A.). — Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérides (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 6^e série, t. XIII).
1902. VERHEEFF (K.). — Ueber Dermapteren : 1. Aufsatz. Versuch eines neuen natürlicheres Systems auf vergleichend morphologischer Grundlage und über der Mikrothorax der Insekten (*Zool. Anz.*, 25).
- 1903 a. VERHEEFF (K.). — Ueber die Nerven des Metacephalsegmentes und die Insektenordnung Oothecaria (*Zool. Anz.*, 26).
- 1903 b. VERHEEFF (K.). — Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten (*Zool. Anz.*, 26).
- 1903 c. VERHEEFF (K.). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax

- der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden (*Nov. Act. d. k. deutsch. Akad. naturf. Hulle*, Bd. XXXI, n° 2).
- 1903 d. VERHOEFF (K.). — Ueber der Interkalarsegmente der Chilopoden mit Berücksichtigung der Zwischensegmente der Insekten (*Arch. f. Naturg.*, I, 3).
1905. VERHOEFF (K.). — Ueber vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, etc. (*Nov. Act. Leop. Car. Halle*, Bd. LXXXIV).
1887. VIALLANES (H.). — Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux. Ve mémoire (*Ann. Sc. nat. Zool.*, vol. IV).
1891. VIALLANES (H.). — Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (*Ann. Sc. nat. Zool.*, vol. XI).
1893. VIALLANES (H.). — Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (*Ann. Sc. nat. Zool.*, vol. XIV).
1929. VIGNON (P.). — Introduction à de nouvelles recherches de Morphologie comparée sur l'Aile des Insectes (*Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, t. IV).
1912. VOGEL (R.). — Ueber die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel (*Zeitsch. wiss. Zool.*, 100).
1888. WAGNER (W.). — Des poils nommés auditifs chez les Araignées (*Bull. Soc. Imp. des Natur. de Moscou*, nouv. sér., vol. 2).
1919. WALKER (E. M.). — The terminal abdominal structures of orthopteroid Insects: a phylogenetic study (*Ann. Ent. Soc. Am.*, 12).
1922. WALKER (E. M.). — The terminal abdominal structures of orthopteroid Insects; a phylogenetic study. Part. II: the terminal abdominal structures of the ♂ (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 15).
1931. WALKER (E. M.). — On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walk. 1) Exoskeleton and musculature of the Head. (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 24).
1933. WALKER (E. M.). — On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walk. 2) Comparison of head with those of other orthopteroid Insects (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 26).
1923. WEBER (H.). — Zur Gliederung der Insekten Thorax (*Zool. Anz.*, 57).
1924. WEBER (H.). — Das Grundscheina des Pterygotenthorax (*Zool. Anz.*, 60).
- 1925-27. WEBER (H.). — Das Problem der Gliederung des Insektenthorax (*Zool. Anz.*, 65, 66, 69, 70).
1931. WEBER (H.). — Die Lebensgeschichte von *Ectopsocus parvulus* (1) Kolbe 1882 (*Zeitsch. wiss. Zool.*, vol. 138).
1845. WESTWOOD (J. O.). — Observations upon the structural character of the Death-Watch, *Atropos pulsatorius* (*Trans. Ent. Soc. London*, t. IV).
1889. WHEELER (W. M.). — The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata* (*Journ. Morph.*, vol. 3).

(1) Il s'agit en réalité d'*Ectopsocus briggsi* Mc Lachl.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS	1
INTRODUCTION	3
Espèces étudiées (p. 3). — But et plan du travail (p. 5). — Technique (p. 8).	

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE DE LA TÊTE

CHAPITRE PREMIER. — Le squelette chitineux	10
I. — Exosquelette	10
II. — Endosquelette	14
a) Crêtes internes et endophragmes (p. 14); b) le tentorium : description (p. 14); musculature tentoriale (p. 17); interprétation (p. 19).	
CHAPITRE II. — Le stomodeum et sa musculature	26
I. — Le stomodeum.	26
II. — La musculature stomodéale	28
III. — La musculature du labre	33
CHAPITRE III. — Le système nerveux céphalique	35
I. — Le ganglion cérébroïde	35
II. — Nerfs du ganglion cérébroïde	36
III. — Le collier œsophagien	39
IV. — Le ganglion sous-œsophagien.	39
V. — Nerfs du ganglion sous-œsophagien	40
Le sympathique dorsal	43
I. — Le ganglion frontal et ses annexes	43
II. — Le nerf récurrent.	49
III. — Le sympathique pair	52
a) les racines (p. 52); b) les ganglions angéiens (p. 53).	
IV. — Le corpus allatum (p. 55) et les corpora incerta (?)	57
CHAPITRE IV. — Les appendices céphaliques	60
I. — Les antennes	60
1) Musculature du scape (p. 60) et son innervation (p. 62);	
2) musculature du pédicelle (p. 65); 3) le nerf antennaire (p. 65).	

	Pages
II. — Les mandibules	67
1) Musculature mandibulaire (p. 67); 2) le nerf mandibulaire (p. 69); 3) remarques (p. 70).	
III. — Les maxilles.	73
1) Description (p. 73); 2) la musculature maxillaire (p. 74); 3) le nerf maxillaire (p. 79); 4) interprétation morphologique du ciseau maxillaire (p. 80); son rôle physiologique (p. 82).	
IV. — Le labium.	84
1) Description (p. 84); 2) musculature (p. 86); 3) le nerf labial (p. 90); 4) les glandes labiales (p. 91).	
CHAPITRE V. — L'hypopharynx.	97
I. — Description.	97
II. — Musculature	99
III. — Interprétations	100

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE DU THORAX

CHAPITRE PREMIER. — Morphologie externe	109
I. — Le squelette externe du prothorax.	109
a) Sclérites collaires (p. 109); b) sclérites prothoraciques <i>s. str.</i> (p. 110).	
II. — Le squelette externe du ptérothorax	111
a) Remarques générales (p. 111); b) tergites ptérothoraciques (p. 111); c) pleuræ ptérothoraciques (p. 112).	
CHAPITRE II. — Le squelette interne	116
I. — Prothorax	116
a) Endosternum ou furca (p. 116); b) endopleurite (p. 116).	
II. — Ptérothorax.	117
a) Les endophragmes (p. 117); b) les endopleurites (p. 117); c) les endosternites (p. 117).	
CHAPITRE III. — La musculature somatique.	120
I. — Muscles collaires	120
II. — Muscles dorsaux	122
A) Prothorax (p. 122); B) Mésothorax (p. 123); C) Métathorax (p. 125).	
III. — Muscles ventraux.	125
A) Prothorax (p. 125); B) Mésothorax (p. 125); C) Métathorax (p. 126).	
IV. — Muscles dorso-ventraux.	126
1) Muscles segmentaires (p. 126); 2) muscles intersegmentaires (p. 128).	
V. — Muscles pleuraux.	128
CHAPITRE IV. — Musculature appendiculaire	131
I. — Musculature coxale	131

	Pages
A) Muscles dorsaux (p. 131); B) muscles pleuraux (p. 131); C) muscles ventraux (p. 132).	
II. — Musculature du trochanter.	133
A) Muscles tergaux (p. 133); B) muscles pleuraux (p. 135); C) muscles sternaux (p. 135); D) muscles coxaux (p. 135)	
III. — Musculature fémorale, tibiale et tarsienne.	137
IV. — Comparaison des musculatures des pattes pro, méso et métathoraciques	139
CHAPITRE V. — Les ailes	142
I. — Sclérites alaires	142
II. — Musculature alaire	144
III. — Les mouvements des ailes	148
1) Flexion (p. 148); 2) extension (p. 149); 3) élévation et dépres- sion (p. 150).	
IV. — Réflexions sur le développement de la musculature alaire. .	151
CHAPITRE VI. — Le système nerveux thoracique	154
I. — La chaîne nerveuse ventrale.	154
II. — Les nerfs prothoraciques	155
a) Nerf intercalaire (p. 155); b) nerfs ganglionnaires (p. 155).	
III. — Les nerfs mésothoraciques.	160
Nerf intercalaire (p. 160); nerf mésothoracique antérieur (p. 162); nerf alaire (p. 163); autres nerfs du ganglion mésothoracique (p. 165).	
IV. — Les nerfs métathoraciques.	166
V. — Le sympathique thoracique	167
a) Sympathique dorsal (p. 167); b) sympathique ventral (p. 168).	
CHAPITRE VII. — Interprétations et réflexions	169
La région collaire de <i>Stenonococcus</i> (169); les nerfs intercalaires (p. 173); la segmentation du thorax (p. 175).	

TROISIÈME PARTIE

ANATOMIE DE L'ABDOMEN

CHAPITRE PREMIER. — Segmentation de l'abdomen	176
I. — Musculature des segments II à VII.	176
II. — Le premier segment abdominal (p. 178). — Musculature dor- sale (p. 178); musculature ventrale (p. 179); musculature trans- versale (p. 179); musculature dorso-ventrale (p. 180). Remarques sur l'interprétation du premier segment abdo- minal	180
III. — Les derniers segments abdominaux	181
IV. — Les stigmates abdominaux.	182
CHAPITRE II. — Les organes reproducteurs.	184
I. — Organes génitaux du mâle	184
A) Organes internes	184

	Pages
<i>a</i>) Testicules et canaux déférents (p. 184); <i>b</i>) vésicules séminales (p. 184); <i>c</i>) canal éjaculateur et pénis (p. 186). B) Armature génitale <i>a</i>) Hypandrium (p. 187); <i>b</i>) paramères et ædeagus (p. 187). C) Musculature : musculature de l'hypandrium (p. 189); musculature sternale des paramères (p. 189); musculature de l'ædeagus (p. 189); musculature en rapport avec les vésicules séminales (p. 190). D) Spermatophores et accouplement	187
II. — Organes génitaux de la femelle	192
A) Organes internes <i>a</i>) Ovaires et oviductes (p. 192); <i>b</i>) spermathèque (p. 193). B) Armature génitale : <i>a</i>) Plaque subgénitale et chambre génitale (p. 193); <i>b</i>) gonapophyses (p. 195); <i>c</i>) musculature (p. 196).	192
CHAPITRE III. — Le système nerveux abdominal	199
1^o L'intercalaire thoraco-abdominal (p. 199); 2^o la paire de nerfs du premier segment (p. 199); 3^o la paire abdominale principale (p. 201).	

QUATRIÈME PARTIE

L'APPAREIL CIRCULATOIRE

I. — Le vaisseau dorsal	202
II. — Aorte et « organes pulsatiles » tergaux	202
III. — Aorte céphalique	204
IV. — Artères antennaires	205
V. — Les septa des pattes thoraciques	208

CINQUIÈME PARTIE

LES TERMINAISONS NERVEUSES PÉRIPHÉRIQUES

I. — Terminaisons nerveuses aboutissant à des soies	209
II. — Organes épipharyngiens	212
III. — Champ radial alaire	215
IV. — Organes chordotonaux	216
CONCLUSIONS.	223

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

**La parthénogénèse chez les Insectes.
Les Fusulinidés.**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 16 juin 1934,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

